ВЕДЬ ЭТО ТАК ПРОСТО!



2-е издание

Нейронауки

для чайников®

Издательство ДИАЛЕКТИКА

- Краткий курс по нейронаукам
- Структура и функции нашего мозга
- Роль мозга в запоминании и обучении

Фрэнк Амтор

2-е издание



Нейронауки

для чайников®

2nd Edition



Neuroscience

by Frank Amthor, PhD



2-е издание



Нейронауки

Фрэнк Амтор

для чайников®



Москва ◆ Санкт-Петербург
2020

ББК 28.707.3
А62
УДК 612.8

Компьютерное издательство "Диалектика"

Зав. редакцией *Н.М. Макарова*
Перевод с английского *Т.В. Иссмаил*
Под редакцией *О.Ю. Царик*

По общим вопросам обращайтесь в издательство "Диалектика" по адресам:
info@dialektika.com, http://www.dialektika.com.

Амтор, Фрэнк.

А62 Нейронауки для чайников, 2-е изд. — СПб. : ООО "Диалектика", 2020. — 448 с. : ил. — Парал. тит. англ.

ISBN 978-5-907144-87-3 (рус.)

ББК 28.707.3

Научно-популярное издание

Фрэнк Амтор

Нейронауки для чайников

2-е издание

Подписано в печать 18.11.2019. Формат 70×100/16
Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 36,12. Уч.-изд. л. 24,5.
Тираж 500 экз. Заказ № 10255

Отпечатано в АО "Первая Образцовая типография"
Филиал "Чеховский Печатный Двор"
142300, Московская область, г. Чехов, ул. Полиграфистов, д. 1
Сайт: www.chpd.ru, E-mail: sales@chpd.ru, тел. 8 (499) 270-73-59

ООО "Диалектика", 195027, Санкт-Петербург, Магнитогорская ул., д. 30, лит. А, пом. 848

ISBN 978-5-907144-87-3 (рус.)
ISBN 978-1-119-22489-1 (англ.)





Оглавление



Содержание










@umniymedik

Введение

Главная загадка мозга таится в простом вопросе: как может группа взаимосвязанных клеток сделать нас такими, какими мы являемся, — не только набором мыслей, воспоминаний и чувств, но и *личностью*. В настоящее время никто не может на него ответить. Некоторые философы считают, что на него вообще нельзя ответить.

Я считаю, что мы *можем* понять, как мозг делает нас такими, какие мы есть. Пусть данная книга и не содержит окончательного ответа, она указывает направление, где можно его искать: говоря в двух словах, мозг состоит из нейронов, каждый из которых является сложным компьютером. Одни части нервной системы вносят предложения другим ее частям о том, что вы должны делать дальше. Другие части обрабатывают ваши сенсорные данные и сообщают системе, как в настоящий момент идут дела. А третьи ее части, особенно связанные с языком, составляют бегущий диалог обо всем происходящем — это и есть ваше сознание.

Эти понятия не так сложны для понимания, но люди считают нейронауку сложной. Почему? Потому, что для выполнения этих задач вашей нервной системе необходимы сотни миллиардов нейронов и квадриллионы соединений, структурированных за миллиарды лет эволюции и за все годы развития и обучения человечества так, чтобы вы стали тем, кто есть, и стояли там, где стоите.

Чтобы понять, как работает нервная система, вам нужно знать три вещи. Во-первых, как работают нейроны сами по себе. Во-вторых, как они взаимодействуют друг с другом в нейронных сетях. В-третьих, как нейронные сети образуют в мозге определенный набор функциональных модулей. Конкретный набор имеющихся у вас модулей делает вас человеком. Содержание ваших конкретных модулей делает вас уникальными.

Наш ближайший родственник, шимпанзе, имеет почти те же нейроны и нейронные сети, что вы и я. Он обладает даже большинством тех же модулей. Но у нас, людей, есть несколько дополнительных модулей, делающих сознание возможным. Объяснение этого и составляет предмет данной книги.

Об этой книге

Давайте посмотрим правде в глаза, нейронаука — сложный предмет. И как это могло быть по-другому, если она имеет дело с мозгом — самым сложным из всех известных во Вселенной структур. В этой книге я объясняю некоторые очень сложные идеи и отношения таким образом, чтобы их мог понять как студент, посещающий вводный курс по нейронауке, так и читатель, просто интересующийся этим предметом ради удовольствия.

Чтобы понять эту книгу и извлечь из нее пользу, вам не нужно что-то знать о мозге, кроме того, что он у вас есть. В ней я объясняю максимально возможное количество основных терминов простым языком и с помощью легко понятных рисунков, и когда вы сталкиваетесь с такими научными определениями, как *передняя часть поясной извилины коры головного мозга* или *вестибулоспинальный рефлекс*, я описываю их значение простым языком.

Эта книга составлена в виде модулей для того, чтобы вы могли быстро найти информацию, которая вам нужна. Каждая глава состоит из разделов, и каждый раздел содержит информацию по какой-то теме, относящейся к нейронауке, например:

- Основные компоненты нервной системы: нейроны и глии.
- Как работают нейроны и что представляют собой их разные типы.
- Какие системы участвуют в планировании и выполнении сложных действий.
- Роль неокортекса в обработке мыслей.

Самое замечательное в этой книге то, что вы сами решаете, с чего начать и что читать. Это справочник, который вы можете при необходимости открыть или закрыть. Просто посмотрите оглавление, чтобы найти нужную информацию.

Примечание. Вы можете использовать эту книгу в качестве дополнительного пособия для разных постдипломных курсов, потому что я рассматриваю нейрон и функции мозга системно. Обычные постдипломные курсы, например по восприятию, дают краткое (и обычно неудовлетворительное) введение к пониманию нейронов и нейронной обработки и плохое, если вообще какое-то, объяснение когнитивных функций. Курсы по когнитивной психологии и нейронауке обычно дают хорошее понимание когнитивных функций, но редко объясняют познание на уровне нейронов. Курсы по бихевиористской нейронауке иногда вообще игнорируют познание и нейрофизиологию, хотя делают достойную работу, объясняя эвристику и феноменологию поведения и обучения. Вы также можете использовать эту книгу в качестве дополнительного пособия

для аспирантов или профессиональных медиков, где упоминается нервная система и психические нарушения или расстройства, но мало внимания уделяется нервной системе и мозгу.

В этой книге, как вы можете заметить, некоторые веб-сайты разбиваются на две строки. Если вы читаете печатное издание и хотите посетить один из этих веб-сайтов, просто введите веб-адрес, как это указано в тексте, словно разрыва строки не существует.

Кто вы, мой читатель?

Работая над этой книгой, я сделал некоторые предположения о вас, мой читатель.

- Вы не нейроученый и не нейрохирург, но можете быть студентом-первокурсником в этой области (если вы обнаружите, что ваш нейрохирург листает экземпляр этой книги перед тем, как удалить часть вашего мозга, лучше поищите другого специалиста).
- Вы изучаете курс, относящийся к функциям мозга, познанию или поведению, и чувствуете, что будет полезно составить четкое представление о том, как работает нервная система и ее компоненты.
- Вы хотите получить легко доступную и хорошо усваиваемую информацию по частям, и, если она будет немного скрашена юмором, это даже лучше!

Если вы узнали себя в этом списке, значит, книга попала в нужные руки.

Пиктограммы, используемые в этой книге

Пиктограммы в этой книге помогут вам найти конкретный вид информации. Они представляют собой следующее.


СОВЕТ

Несколько другой взгляд на вещи или мысли о них в новом ключе помогут сделать потенциально сложные понятия более легкими для понимания. Если вы найдете эту пиктограмму, то увидите рядом с ней приглашение к обсуждению: “Подумайте об этом таким образом”.


ЗАПОМНИ!

Эта пиктограмма появляется рядом с ключевыми понятиями и общими принципами, которые вы, может быть, захотите запомнить.



В предмете столь сложном, как нейронаука, некоторые мысли неизбежно будут слишком научными. К счастью, вам не нужно очень детально знать "что" и "почему", но, в любом случае, я включаю эту информацию для тех, кто ненасытно любознателен либо страстно любит себя наказывать. Прочитайте или пропустите абзацы рядом с этим значком по своему усмотрению.

И кое-что еще

Шпаргалка познакомит вас с типами и функциями клеток центральной нервной системы, ролью неокортекса, левым и правым полушариями головного мозга, четырьмя лобными долями и т. д.

Куда двигаться дальше

Наконец, цель данной книги — помочь вам продвинуться в понимании нейронов и нервной системы, особенно мозга, но есть много важных тем нейронауки, выходящих далеко за рамки этой книги. Вот простая выборка: внутренний метаболизм нейронов и каскады второго мессенджера, связь неврологических расстройств с поражениями в определенных путях и ядрах, традиционная теория обучения и современная генетика. Вы можете найти подробное обсуждение большей части в более серьезных книгах по нейронауке.

Ждем ваших отзывов!

Вы, читатель этой книги, и есть главный ее критик и комментатор. Мы ценим ваше мнение и хотим знать, что было сделано нами правильно, что можно было сделать лучше и что еще вы хотели бы увидеть изданным нами. Нам интересно услышать и любые другие замечания, которые вам хотелось бы высказать в наш адрес.

Мы ждем ваших комментариев и надеемся на них. Вы можете прислать нам электронное письмо либо просто посетить наш веб-сервер и оставить свои замечания там. Одним словом, любым удобным для вас способом дайте нам знать, нравится или нет вам эта книга, а также выскажите свое мнение о том, как сделать наши книги более интересными для вас.

Посылая письмо или сообщение, не забудьте указать название книги и ее авторов, а также ваш обратный адрес. Мы внимательно ознакомимся с вашим мнением и обязательно учтем его при отборе и подготовке к изданию последующих книг. Наши электронные адреса:

E-mail: `info@dialektika.com`

WWW: `http://www.dialektika.com`

Благодарность автора

Эта книга обязана своим существованием в первую очередь моему агенту Грейс Фридсон (Grace Freedson) из The Publishing Network. Я благодарен редактору по авторским правам Роберту Хикки (Robert Hickey) за совместный труд по разработке концепции книги и графическому отделу издательства Wiley за работу над книжными иллюстрациями. Особую признательность хочу выразить редактору проекта Трейси Барр (Tracy Barr), которой удалось улучшить практически каждое предложение в этой книге. Ее доброжелательный настрой и усердие заслуживают моей самой большой благодарности. Я признателен редактору Элизабет Кубалл (Elizabeth Kuball) за окончательную версию книги и профессору Тара ДеСилва (Tara DeSilva) за техническое редактирование.

В настоящее время нет ни одного специалиста в области нейроуки, который был бы компетентен во всех проблемах мозга или нервной системы, и то, что мы знаем и понимаем об этом, постоянно меняется. Хотя много времени и усилий я потратил на то, чтобы убедиться, что материал книги содержит точную и актуальную информацию, любые ошибки на этих страницах считайте только моими. Если вы обнаружили ошибку или захотели сделать какие-либо другие замечания об этой книге, не стесняясь, обращайтесь ко мне по адресу amthorfr@gmail.com.

Об авторе

Фрэнк Амтор — профессор психологии Университета штата Алабамы, в Бирмингеме, где он также занимает научные должности на факультете нейробиологии в Медицинской школе и на факультете биомедицинской инженерии в Школе оптометрии. Более 20 лет Фрэнк является научным сотрудником Национального института здравоохранения США, а также Управления военно-морских исследований США, Фонда Слоуна и Фонда "Зрение". Его исследовательские интересы сосредоточены на сетчатке, центральной визуальной обработке и нейронных протезах. Он опубликовал более 100 статей в рецензируемых журналах, глав книг и тезисов конференций.

Научная карьера Фрэнка посвящена пониманию нейронной обработки как самой по себе, так и в свете создания нейронных протезов, которые восстанавливают и дополняют человеческую функцию. Его исследования касаются изучения сложной нейронной обработки — такого высокоселективного и нелинейного анализа, как выборочность движений и направлений — в ганглиозных клетках сетчатки, первом локусе зрительной системы. Используемые им методы исследования включают практически весь комплекс нейрофизиологических методов изучения одиночных клеток — внутриклеточную запись одиночных клеток, внутриклеточную запись острыми электродами, запись patch-clamp, оптическую визуализацию с помощью кальция и потенциометрических красителей, двухэлектродную запись и (совсем недавно) запись микроэлектродного массива. На сегодняшний день его научные интересы связаны с дальнейшим применением фундаментальных исследований сетчатки к развитию нейронных протезов как в зрительной, так и других системах, утративших дееспособность.

Посвящение

Бекки, моей спутнице жизни и матери наших троих замечательных детей.

Филиппу, Рахили и Саре за то, что они лучшие в мире дети и надежда этого мира на лучшее будущее.

Моим родителям, Агнес и Райдеру, и моему отчиму Джиму, подготовившим меня к этому миру и вручившему путеводитель по жизни в нем.

Всем моим учителям, которые не пожалели на меня своего времени.

1 Знакомство с нервной системой

В ЭТОЙ ЧАСТИ...

» Что такое нейроны и как 100 миллиардам из них удалось образовать человеческий мозг

» Общее строение центральной нервной системы от коры головного мозга до мозгового ствола и спинного мозга

» Нейроны как устройства, обрабатывающие входы с помощью электрических сигналов и выделяющие в качестве своих выходов молекулы для сообщений на большие расстояния



Глава 1

Краткий экскурс в историю нервной системы

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Эволюция нервной системы

» Как работает нервная система

» Основные функции нервной системы

» Типы нейронных дисфункций

» Вклад нейронауки в будущее

"Мозг — мой второй любимый орган"
Вуди Аллен ("Спящий", 1973)

Мозг, который находится у вас в голове, — самое сложное из известных устройств во Вселенной, и все, чем вы являетесь, — результат прошлой и настоящей активности этого полуторакилограммового собрания 100 миллиардов нейронов.

Хотя эта книга посвящена *нейронауке*, изучающей нервную систему, в основном она о мозге, где с точки зрения нейронов происходит бóльшая часть деятельности (центральная нервная система состоит из мозга, сетчатки и спинного мозга). Если ваш мозг работает хорошо, вы будете жить долго, счастливо и продуктивно (при отсутствии, конечно, несчастных случаев). Если у вас есть мозговые нарушения, вам придется бороться, преодолевая каждую жизненную

мелочь, и эта борьба будет разворачиваться в вашем мозгу. Поэтому познакомьтесь с нервной системой, чтобы узнать, как она работает, что делает и что может пойти не так.

Эволюция нервной системы

Земля образовалась 4,5 миллиарда лет тому назад. Эволюционные биологи считают, что одноклеточная *прокариотическая* жизнь (клетки без клеточного ядра) появилась на Земле спустя примерно миллиард лет после этого. Примечательное в этой дате то, что геофизики считают ее отправной точкой, когда планета достаточно охладилась, чтобы поддерживать жизнь. Другими словами, жизнь появилась почти сразу же (в геологическом исчислении), как только это стало возможным.

По неизвестным причинам для того, чтобы появилась *эукариотическая* жизнь (клетки с ядрами), потребовалось более одного миллиарда лет, на эволюцию эукариотических клеток в многоклеточные организмы ушел еще один миллиард и *еще* один — чтобы появился человек; это произошло менее миллиона лет назад. Все процессы, которые привели к многоклеточной жизни, происходили в мировом океане.

Специализация и коммуникация

В многоклеточных организмах внешняя среда клетки, находящейся внутри группы клеток, отличается от внешней среды вне такой группы. Эта разница в окружении требует от клеток в многоклеточных формах жизни выработать способ специализации и коммуникации. Понимание этой специализации является одним из ключей к пониманию того, как работает нервная система.

Представьте себе миллиарды лет назад в первоначальном океане шар, состоящий из нескольких десятков клеток. Поскольку клетки внутри шара не подвергаются воздействию морской воды, они могут более эффективно выполнять некоторые пищеварительные или другие функции, но не имеют никакой возможности получать из морской воды необходимые им питательные вещества и избавляться от отходов. Чтобы выполнять эти задачи, им нужно скооперироваться с окружающими их клетками.

По этой причине многоклеточная жизнь позволила — а по сути, санкционировала — клеточную специализацию и коммуникацию. Специализация эукариотических клеток регулировалась ДНК и отличалась для внутренних и наружных клеток шара. Одновременно с этим некоторые из веществ, секретируемых клетками, стали сигналами, на которые другие клетки реагировали.

В многоклеточных организмах клетки начали специализироваться и общаться друг с другом.

Перемещения вперед, назад и по кругу скоординированным образом

Течения, приливы и волнения в древнем Мировом океане перемещали организмы, независимо от их желаний. Даже организмы, специализирующиеся на фотосинтезе, выработали механизмы плавучести, чтобы удерживаться в верхних слоях океана, где есть солнечный свет. Другие дарвиновские механизмы "выживания наиболее приспособленных" привели к другим изменениям.

Некоторые многоклеточные организмы находили преимущество в более активном перемещения, используя жгутики. Но, имея разные клетки с разных сторон многоклеточного организма, двигать жгутиками без координации — не лучший способ прямого перемещения (представьте себе команду гребцов, в которой все гребут в разные стороны). Без определенной формы коммуникации, синхронизирующий их активность, лодка — в нашем случае организм — не сдвинется с места. Результат? Возникли сетевые структуры специализированных клеток со щелевыми соединениями между ними. Эти сетевые структуры сделали возможной быструю электрическую подачу сигнала по кольцеобразным нейронным сетям, которые стали специализироваться на синхронизации движений жгутиков с внешней стороны организма.

Эволюция в сторону сложных животных

Шары клеток с нервной системой, способные перемещаться в океане скоординированным образом, эволюционировали в сложных животных с сенсорными и другими специализированными нейронами.

Около полумиллиона лет назад такие беспозвоночные, как насекомые, выползли на землю, чтобы пировать на растениях, произраставших там уже миллионы лет. Позже некоторые легкие позвоночные рыбы отважились выйти на землю на короткий период, когда разливы рек и другие мелкие водоемы высохли, что заставило их шевелиться в поисках больших бассейнов. Некоторым это так понравилось, что они почти все время оставались на земле и стали амфибиями, часть из них позже превратилась в рептилии. Отдельные рептилии дали развитие млекопитающим, чьими потомками мы и являемся.

Выход на сцену неокортекса

Когда вы смотрите на человеческий мозг сверху или сбоку, почти все, что вы видите, является неокортексом (новой корой). "Нео" — потому что это сравнительно недавнее изобретение млекопитающих. Предшествующие им

животные, например рептилии и птицы, имели относительно небольшой мозг с очень специализированными областями для обработки сенсорной информации и управления поведением. Что произошло в ходе эволюции с млекопитающими, так это значительное расширение в мозгу особых цепей, составивших дополнительный слой обработки, которые лежали поверх более старых областей мозга, связанных с сенсорной обработкой и управлением моторикой.

Нейроученые не знают точно, как и почему возник неокортекс. Птицы и рептилии (и динозавры, если уж на то пошло) хорошо обходились своим небольшим специализированным мозгом до того, как произошла огромная экспансия неокортекса у млекопитающих. Она произошла с появлением млекопитающих, неокортекс чрезвычайно увеличился, затмив собой остальной мозг, эволюционировавший ранее. Это произошло несмотря на тот факт, что с точки зрения метаболизма большой мозг дорого обходится. Человеческий мозг берет на себя около 20% метаболизма всего тела, хотя его вес составляет всего примерно 5% от веса тела.

Как работает нервная система

Посмотрите на любой рисунок мозга, и вы сразу увидите, что он состоит из нескольких разных зон. Мозг не кажется аморфной массой нервной ткани, которая просто заполняет внутренность черепа.

Принимая во внимание внешний вид мозга, вы можете задать два очень важных и уместных вопроса.

» Действительно ли разные области мозга, отличающиеся внешне, выполняют разные функции?

» Действительно ли выглядящие одинаково области мозга выполняют одинаковые функции?

Можно ли ответить сразу на два вопроса? В какой-то мере да. В следующих разделах содержится объяснение.

Важная роль нейронов

Нервная система, о которой мы подробно расскажем в главе 2, состоит из центральной нервной системы (мозг, сетчатка и спинной мозг) и периферической нервной системы (сенсорные и моторные нервные аксоны, которые соединяют центральную нервную систему с конечностями и органами). Периферическая нервная система также включает вегетативную нервную систему (которая регулирует такие процессы организма, как пищеварение и сердечный

ритм) и интестинальную нервную систему, которая контролирует желудочно-кишечный тракт.

ПОЛЯ И ШИШКИ: ПЕРВЫЕ ТЕОРИИ, ОБЪЯСНЯЮЩИЕ РАБОТУ МОЗГА

Начало развития нейронауки связано с рядом теорий о функционировании мозга. Две наиболее интересные из них — *френология* и теория *общего поля*.

Теория общего поля утверждала, что в целом мозг представляет собой одну большую нейронную сеть, возможности которой зависят, главным образом, от ее размеров. Согласно этой теории внутренняя структура мозга мало что значит для понимания его функций.

В другую крайность впадали френологи, которые считали, что почти все качества человека, включая такие, как осторожность, смелость и оптимизм, находятся в конкретных частях мозга. Эти парни считали, что развитость данных качеств можно определить путем измерения высоты черепа над определенными областями (шишек); мысль заключалась в том, что находящийся под ними мозг растет и толкает череп вверх, чтобы дать место высокоразвитым качествам. Вы можете больше узнать о френологии в главе 12.

В основе всех отделов нервной системы лежит работа нейронов. *Нейроны* — это специализированные клетки, которые обрабатывают информацию. Как и все клетки, они невероятно сложны сами по себе. Нервная система у всех живых существ состоит из четырех основных типов функциональных клеток.

» **Сенсорные нейроны.** Эти нейроны рассказывают остальному мозгу о внешней и внутренней среде.

» **Моторные (и другие выходящие) нейроны.** Моторные нейроны сокращают мышцы и опосредуют действия, а другие нейроны выхода стимулируют железы секреции и внутренние органы.

» **Проецирующие нейроны.** Коммуникационные нейроны, которые передают сигналы из одной области мозга в другую.

» **Интернейроны.** Подавляющее большинство нейронов у позвоночных — это интернейроны, участвующие в локальной обработке. Обрабатывающие интернейроны извлекают и перерабатывают информацию, поступающую из органов чувств, сравнивают ее с той, которая хранится в памяти, и используют для планирования и осуществления действий. Каждая из нескольких сот отдельных областей мозга содержит несколько десятков различных типов, или классов, обрабатывающих интернейронов, которые опосредуют работу этой области мозга.

» Что действительно отличает нервную систему от любой другой функционирующей группы клеток, так это сложность нейронных взаимосвязей. Человеческий мозг содержит порядка 100 миллиардов нейронов, каждый из которых обладает уникальным набором из примерно 10 тысяч синаптических входов других нейронов, создающих около квадриллиона синапсов — это больше, чем государственный долг США *в пенсах!* Возможное количество отдельных состояний этой системы практически бесконечно.

Вы можете найти подробное описание нейронов и примеров их работы в главе 3.

Обработка в сетях, сегментах и модулях

Большая часть мозга, которую вы можете увидеть, если посмотрите на него сверху или сбоку, является неокортексом. Неокортекс представляет собой лист площадью 0,45 м^2, который немного скомкали, чтобы поместить внутрь головы. Нейроны в неокортексе образуют сложную нейронную сеть, повторяющуюся миллионы раз на всей поверхности коры. Эта повторяющаяся нейронная сеть называется *миниколонкой*.



ЗАПОМНИ!

Мозг состоит из множества специализированных областей, связанных с конкретными органами чувств (например, зрением или слухом), и областей, опосредующих конкретные моторные выходы (например, движение ног или языка). Функции разных областей мозга зависят не от конкретного строения каких-то миниколонок в них, а от их входов и выходов.

Таким образом, даже если типы клеток и сети в слуховой коре похожи на клетки в зрительной и моторной коре, слуховая кора — это слуховая кора, потому что получает входы из улитки (части уха) и отправляет их в области, связанные с обработкой слуховой информации, а также использует ее для управления поведением.



ЗАПОМНИ!

Многие другие части нервной системы также состоят из повторяющихся сетей или модулей сетей, хотя они различаются в разных частях мозга.

» **Спинной мозг** состоит из очень сходных сегментов (шейного, грудного, поясничного и т. д.), структура которых повторяется от границы продолговатого мозга в верхней части спинного мозга до копчиковых сегментов внизу.

» **Мозжечок**, важная структура головного мозга, расположенная в задней его части под неокортексом, участвует в последовательности точных движений и их запоминании. Внутри мозжечка находятся повторяющиеся нейронные сети, образующие модули, которые занимаются планированием и выполнением движений, а также отвечают за равновесие.


ЗАПОМНИ!

Все модули, составляющие центральную нервную систему, взаимосвязаны. Если вы сделаете срез любой части мозга, то увидите, что он больше состоит из *белого вещества*, или кажущихся бледными *аксонных волокон* (нейронных "проводов", соединяющихся друг с другом), чем более темного *серого вещества* (тел нервных клеток и дендритов, которые получают входы от других нейронов и делают нейронную обработку). И вот почему: мозг использует локальные взаимосвязи между нейронами, чтобы выполнять *обработку* в нейронных сетях. Однако каждый отдельный нейрон контактирует только с частью других нейронов мозга. Чтобы получить доступ к другим модулям мозга и другой обработке, результаты этой обработки должны быть отправлены по проекциям на большие расстояния через аксонные пути проецирующих нейронов.

Что такое заряд. Роль электричества

Большинство нейронов являются клетками, специализирующимися на обработке и переносе информации. Они имеют два вида отростков: *дендриты* (которые обычно получают входы от других нейронов) и *аксоны* (которые являются выходом нейронов в другие нейроны или другие цели, например мышцы).

Нейронные дендриты могут достигать сотен микрометров в длину, а нейронные аксоны могут простираться на метр (например, аксоны, простирающиеся от отдельных клеток в первичной моторной коре мозга до основания спинного мозга). Поскольку нейрон удлиняется дендритами и аксонами, то, если он хочет быстро обрабатывать сигналы, ему необходимы механизмы, помогающие осуществлять это внутриклеточное сообщение. Какие механизмы? Электричество, проходить которому по аксону помогает миелиновая оболочка из глиальных клеток.

Нейроны используют электричество, чтобы сообщать о том, что происходит в разных частях нейрона. Основной смысл в том, что входы распространяются по всем дендритам и вызывают движение тока из дендритов в тело клетки. Тело клетки преобразует этот изменяющийся электрический ток в набор импульсов, которые передает по своему аксону другим нейронам. Чтобы узнать

больше о том, как сообщаются нейроны, обратитесь к главе 3. Главы части II объясняют конкретные детали этого процесса для каждой сенсорной системы.

Модульное устройство нервной системы

Нервная система обладает модульным устройством. Нейроны участвуют в локальных сетях, состоящих из нескольких сот единиц, куда входят один-два (а иногда три или четыре!) десятка разных типов нейронов. Эти локальные сети производят нейронную обработку на входах и отправляют результаты другим сетям как выходы через проецирующие нейроны.

Локальные сети образуют модули, выполняющие определенные функции, например способность видеть вертикальные линии, слышать звуки частотой в 10 000 Гц, заставить конкретную мышцу пальца сжиматься или сердце биться быстрее. Группы подобных модулей образуют основные области мозга (их несколько сотен), которые принимают или передают сигналы. Модули в головном мозге, спинной мозг, периферическая и вегетативная нервные системы — все работают, чтобы поддерживать наше существование, регулируя внутреннюю среду и управляя нашим взаимодействием с внешней средой. Конечно, люди делают больше, чем просто поддерживают существование. У нас есть чувства и воспоминания, любознательность и духовные стремления. У нас есть способности к языку, саморефлексии, технологиям и стремление узнать свое место во Вселенной.

Основные функции нервной системы

У животных есть нервная система, а у растений ее нет. Вопрос — почему? И те, и другие — многоклеточные организмы, многие растения, например деревья, намного крупнее самых крупных животных.

Ключевое различие, конечно же, — движение. Все животные двигаются, а почти все растения — нет (Венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) имеет раздвоенный листок, закрывающийся, когда на него садятся насекомые, но мы не будем это учитывать). Нервная система делает возможным движение, а движение — это то, что отличает животных от растений.

Ощущения о мире вокруг

Сенсорные нейроны распознают энергию и вещества внутри и снаружи нашего тела. Детекторы энергии включают в себя фоторецепторы в глазу, которые фиксируют свет (глава 5), слуховые волосковые клетки в улитке, которые фиксируют звук (глава 6), и механорецепторы в коже, которые фиксируют

давление и вибрацию (глава 4). Сенсорные клетки, обнаруживающие молекулы, состоят из обонятельных нейронов в носу и вкусовых рецепторов на языке (глава 7).

МОРСКОЙ ОГУРЕЦ, СЪЕДАЮЩИЙ СВОЙ МОЗГ

Морской огурец (голотурия) — пример организма-фильтратора (отфильтровывающего питательные вещества из воды), живущего на дне океана. Интересный факт: несмотря на многочисленные формы и раскраску, эти организмы похожи тем, что на стадии личинки подвижны благодаря церебральному ганглию, управляющему плаванием, но во взрослом состоянии становятся *сидячими* (прикрепленными ко дну моря, как растения).

В ходе превращения во взрослую форму морской огурец поглощает этот центральный ганглий и, таким образом, "съедает свой мозг", потому что, став растительной формой, больше в нем не нуждается.

Также у нас есть детекторы внутри тела, которые фиксируют нашу температуру, уровень углекислого газа, кровяное давление и другие признаки работы организма. Центральная и вегетативная нервные системы (см. главу 11) используют выходы этих внутренних датчиков для управления функциями организма и поддержания их на приемлемом уровне (*гомеостаз*). Обычно это происходит неосознанно.



ЗАПОМНИ!

Сенсорные нейроны являются наиболее специализированными из всех нейронов, поскольку обладают уникальными механизмами реагирования на определенный вид энергии или конкретное вещество (как во вкусовых и обонятельных рецепторах). Например, некоторые животные могут непосредственно чувствовать магнитное поле Земли. Они это могут благодаря клеткам, которые хранят в своей цитоплазме небольшие кристаллы магнетита, реагирующие на силу магнитного поля Земли и вырабатывающие электрический сигнал в клетке. Затем этот электрический сигнал передается другим клеткам нервной системы животного для навигации.

Движение с мотонейронами

Большинство нейронов являются обрабатывающими интернейронами, которые получают импульсы от других нейронов и имеют выходы к другим нейронам. Однако ряд нейронов, перечисленных в предыдущем разделе, от них отличается.

» **Часть нейронов, специализирующихся на ощущениях.** Такие нейроны получают информацию из внешнего мира, а не от других нейронов.

» **Часть нейронов посылает импульсы к мышцам, железам или органам, а не другим нейронам**. Так они стимулируют любые действия — от секреции определенного гормона для управления процессами в организме до прыжка от входной двери к газону на звук сигнала тележки с мороженым.



ЗАПОМНИ!

Наши тела выполняют два очень разных вида движений. *Произвольные движения*, которые большинство людей обычно называют просто движениями, управляются центральной нервной системой, в которой мотонейроны иннервируют *поперечно-полосатые мышцы* (эти мышцы и нейроны также участвуют в рефлексе). Кроме них, у нас есть *гладкие мышцы,* контролируемые нейронами вегетативной нервной системы, например мышцы пищеварительного тракта или те, которые контролируют зрачок глаза. Движение является важной темой нейронауки, которой я посвятил всю часть III книги.

Решения и действия

Млекопитающие обладают сложной центральной нервной системой, потому что большие области неокортекса осуществляют управление движением, сенсорной обработкой и, за отсутствием лучшего термина, тем, что происходит между ними. То, что большое количество ткани мозга участвует в управлении движением, делает возможным создание сложных двигательных паттернов. Большие области головного мозга, обрабатывающие сенсорные входы, позволяют распознавать сложные паттерны в этих входах.

Большие области головного мозга, не занятые непосредственно управлением движения или обработкой сенсорного входа, традиционно называют *ассоциативной корой.* Хотя объединять все несенсорные и немоторные области коры под этим названием было бы не очень корректно, ясно, что ассоциативная кора допускает существование очень сложных непредвиденных обстоятельств между тем, что в настоящее время воспринимается чувствами, и тем, какое поведение возникает в результате. Другими словами, большой неокортекс позволяет проигрывать много вариантов решений о том, что именно вы будете делать.

Среди всех видов млекопитающих, которых принято считать самыми умными, приматы, китообразные и, возможно, слоны, обладают самым большим неокортексом. Конечно, на интеллект влияет не только неокортекс, но также и размер лобных долей. Самые умные среди только что перечисленных

животных (приматы) имеют самые большие лобные доли по отношению к остальному неокортексу.



Самая антериальная (т.е. передняя) часть лобной доли называется *префронтальной корой*. Эта область сильно развита у приматов и особенно у людей. Префронтальная кора отвечает за самый абстрактный уровень планирования.

Если у вас нет больших лобных долей, ваше поведение, как правило, определяется текущими потребностями и тем, что в настоящее время происходит в окружающем вас мире. Если вы ящерица, то вы либо голодны, либо вам холодно или жарко, либо вы ищете партнера, либо опасаетесь хищника. У вас есть ряд поведенческих сценариев, и ваш мозг выбирает один из них. Например, вы можете находиться в поиске партнера и в таком случае следовать двигательной программе поиска любви, но, если вы замечаете ястреба, кружащего сверху, то в тот же момент включаете двигательную программу спасения от ястреба и ищете камень, под которым можно спрятаться.

Млекопитающие с их лобными долями обладают способностью планировать сложные, многоступенчатые, последовательные действия. Они могут убегать от ястребов и все же помнить, где находится их потенциальный партнер, чтобы вернуться к ухаживаниям, как только ястреб улетит. Млекопитающие могут взаимодействовать в больших социальных группах, в которых отношение к каждому члену группы индивидуализировано и определяется не только тем, кто старше, а кто младше или пользуется сексуальными преимуществами на данный момент.

Обработка мыслей: использование интеллекта и памяти

Когда мы думаем об интеллекте, то обычно представляем разницу между людьми и животными, хотя некоторые поступки животных безусловно признаны разумными. Две характеристики — способность к языку и эпизодическая память — ассоциируются с человеческим интеллектом. В следующих разделах дается очень краткий обзор ключевых моментов, связанных с памятью, языком и интеллектом. Для полного ознакомления с иерархией интеллекта — главными открытиями и оставшимися головоломками — обратитесь к главам 12–15.

Язык

Одной из характеристик, ассоциирующихся с человеческим интеллектом, является язык, который, если его понимать как использование последовательности знаков, управляемой сложной грамматикой, похоже, присущ исключительно человеку. Что интересно — по крайней мере с нейронаучной точки

зрения язык находится в основном только в одной части мозга (левой для большинства правшей).

Это поразительно, но две части человеческого мозга кажутся почти идентичными, как в большой, так и в малой организации. Другими словами, похоже, нет физиологической разницы между двумя полушариями. Нейроученым не известны сети, структуры или клетки левого полушария мозга, которые объясняли бы его языковые возможности и отсутствие таковых у правого полушария. Тем не менее, как мы наблюдаем у пациентов с разделением левого и правого полушарий мозга по медицинским причинам, левое полушарие способно поддерживать разговор о недавнем опыте, а правое полушарие — нет.

Эпизодическая память

Другим, менее оцененным отличием интеллекта человека от интеллекта животных, является человеческая способность к эпизодической памяти. *Эпизодическая память* — это память о конкретном событии в его временном контексте. Ее можно противопоставить *семантической памяти*, типу ассоциативной памяти, включающей общее знание фактов или ассоциаций. Разница между ними — это разница между знанием, *когда* вы узнали, что столица Канады — Оттава (эпизодическая память), и знанием того, что столица Канады — Оттава (семантическая память).

Даже примитивные животные могут образовывать ассоциативные воспоминания, например в классическом случае формирования условного рефлекса (разве имя Павлова не звенит как колокольчик?), но практически нет подтвержденных доказательств того, что какие-то животные, кроме людей, обладают эпизодической памятью, зависящей от операций рабочей памяти в префронтальной коре.

Префронтальная кора у людей более развита, чем у других приматов, но даже млекопитающие, не являющиеся приматами, имеют префронтальную кору, поэтому возникает вопрос: связана ли эпизодическая память с речью? Пока нейрофизиологи знают наверняка лишь одно: сложное планирование, на которое способны люди, связано с исполнительными функциями префронтальной коры.

Когда что-то идет не так: неврологические и психические заболевания

Учитывая огромную сложность мозга, не удивительно, что иногда он выходит из строя. Психические расстройства варьируются от тех, которые имеют четкое генетическое обоснование, например синдрома Дауна или синдрома

ломкой Х-хромосомы, до нарушений, связанных с наследственностью, например шизофрении и аутизма, а также состояний, которые могут быть почти полностью приписаны жизненным обстоятельствам, например некоторых видов депрессии.

Ряд психических расстройств также связан со старением, например болезни Альцгеймера и Паркинсона. Эти болезни не имеют четкой генетической основы, хотя все больше данных указывает на связь между определенным генетическим строением и риском этих заболеваний. Болезнь Хантингтона является генетической, но ее симптомы, как правило, не проявляются до совершеннолетия.

То, что может пойти не так с мозгом, происходит на нескольких уровнях. Ниже приводится выборка возможных психических и неврологических заболеваний.

» **Нарушения развития в грубой структуре мозга.** Генетические мутации или экологические токсины могут привести к дефектам в грубой структуре мозга. Дефекты могут заключаться в отсутствии или аномально малых размерах областей мозга, например мозжечка, или отсутствии путей аксонов, соединяющих области мозга.

» **Нарушения развития в конкретных локальных сетях.** Согласно некоторым новым теориям аутизма, у людей, страдающих этим заболеванием, нарушен баланс между короткими и длинными нейронными соединениями в сторону избытка коротких. Считается, что это приводит к чрезмерному вниманию к деталям и неспособности реагировать на общую картину.

» **Дисфункция нейронных путей.** Мутации в генах, определяющих нейромедиаторные рецепторы, могут привести к нарушению обработки во всем мозге. И если отдельные области мозга могут компенсировать это другими нейронными рецепторами, остальные этого не могут. Возбуждающе-ингибирующий рецепторный баланс может привести к эпилепсии и некоторым формам депрессии.

» **Внешне обусловленные органические дисфункции.** Мозг может быть поврежден явной травмой, например ударом по голове. Также он может быть поврежден такими токсинами, как свинец или ртуть, приводящими к задержкам в развитии и другим умственным недостаткам без явного признака повреждения головного мозга.

» **Внешне обусловленные психологические дисфункции.** Иногда психические расстройства, например некоторые виды депрессии, в результате внешних триггеров случаются у людей, у которых ранее не наблюдалось признаков психических проблем. В таких психических расстройствах, как депрессия, важно понять, могут ли неорганические причины, например потеря близкого человека, вызвать депрессию, изменяя вначале нейрохимию мозга.



За дополнительной информацией об этих типах болезней и расстройств обратитесь к главе 17.

Революция в скором будущем: достижения в разных областях

Революция в нейронауке, которая может повлиять на все человечество, произойдет в ближайшие 20 лет в двух областях.

- Лечение и уход за пациентами с психическими нарушениями.
- Увеличение возможностей мозга сверх того, что считается "нормой".

Рассмотрим это в следующих разделах.

Лечение дисфункций

До последней четверти XX века попытки лечения проблем мозга были подобны попыткам чинить компьютер с помощью молотка и пилы. Нам просто не хватало соответствующих инструментов и знаний о том, как их использовать. Исследования мозга начали менять это положение, и перемены сейчас происходят очень быстро.

Фармакологическая терапия

Большинство главных психических расстройств, включая депрессию, шизофрению, тревожность и обсессивно-компульсивное расстройство, в настоящее время лечатся, как правило, с помощью препаратов. Большинство этих препаратов воздействуют на системы нейромедиаторов. Фармакологические методы лечения различаются по своей эффективности и побочным эффектам. Уроки, полученные в результате применения лекарств первого и второго поколений, были учтены при производстве лекарств третьего и последующих поколений. Хотя стоимость выхода на рынок большинства новых препаратов в настоящее время составляет порядка миллиарда долларов, предпринимаются международные усилия в лице частных и общественно финансируемых компаний по разработке новых лекарств. Препараты, эффективные в борьбе с большинством психических заболеваний, зависимостей от психоактивных веществ или социопатий, изменят человечество к лучшему.

Трансплантаты

Нейронные трансплантаты вселяют большую надежду на лечение неврологических расстройств, например болезни Паркинсона, вызванной смертью

относительно небольшого числа клеток в определенных областях головного мозга (*черная субстанция* в случае болезни Паркинсона). Трансплантаты состоят либо из донорской ткани, либо из стволовых клеток, которые могут делиться в нужные типы клеток при пересадке в пораженную область.

Многие лаборатории работают над трансплантацией ткани, содержащей чужеродные секреторные клетки, защищенные от иммунной системы реципиента мембраной, которая позволяет продуктам секреции выходить, но не позволяет иммунным клеткам хозяина входить. Если инкапсулированные клетки будут реагировать на циркулирующие уровни нейромедиаторов у хозяина нужным образом, они смогут регулировать уровни секрета более точно и эффективно, чем это делают таблетки.

Электрическая стимуляция

Глубокая стимуляция головного мозга (ГСГМ) — метод, при котором баланс активности в нейронной сети, включающий несколько областей мозга, изменяется путем непрерывной стимуляции нейронов в одной части сети. Этот метод частично эволюционировал из попыток достичь тех же целей путем хирургического удаления областей мозга, считавшихся чрезмерно активными в сети базальных ганглиев, как при болезни Паркинсона.

ГСГМ достигла большого успеха в лечении болезни Паркинсона и некоторых видов треморов. Также ГСГМ является многообещающей при лечении определенных типов депрессии.

Другим видом электрической стимуляции является транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС). ТМС использует сильное импульсное магнитное поле, генерируемое непосредственно возле черепа, для получения локализованных токов в областях мозга под катушкой. Эти токи первоначально возбуждают, а затем отключают деятельность мозга в течение определенного периода времени. Помимо прямых кратковременных эффектов, наблюдались долговременные эффекты при лечении таких болезней, как стойкая депрессия. В этом случае ТМС, похоже, действует подобно старой “доброй” шоковой терапии (электросудорожная терапия, или ЭСТ), но без вызывания судорог и некоторых других непредвиденных побочных эффектов.

Метод электрической стимуляции, называемый транскраниальной стимуляцией постоянным током, также перспективен в улучшении обучения, уменьшении депрессии и, возможно, увеличении самоконтроля. Метод включает в себя электрический ток силой около 2 миллиампер, пробегающий между анодным (положительным) и катодным (отрицательным) электродами, размещенными в разных областях мозга, в зависимости от того, какую область надо модулировать. Большинство исследований говорят о том, что активность мозга под анодом усиливается, а активность мозга под катодом подавляется. Как и в случае

с ТМС, эффекты, похоже, продолжаются намного дольше, чем время лечения, которое для транскраниальной стимуляции постоянным током обычно составляет около 20 минут.

Нейронные протезы

Паралич спинного мозга и травмы головного мозга почти невозможно лечить, потому что мотонейроны, которые активируют мышцы, либо были убиты во время травмы, либо вырождаются из-за отсутствия использования после нее. Мечта о долговременной реабилитации достигается путем перехвата мозговых сигналов, посылающих команды движениям, ретрансляции их после прерывания и приведения в движение мышц непосредственно с помощью электрической стимуляции.

Другой тип нейронных протезов — протезы, заменяющие собой органы чувств. Безусловно, самый успешный из них — кохлеарный имплантат для глухих. Более 80 000 таких имплантатов были имплантированы за время написания этой книги. В большинстве случаев эти протезы позволяют их владельцам вести нормальные разговоры даже по телефону.

Протезы для глаз были менее успешными. Отчасти это связано с тем, что зрительный информационный канал намного больше (1 миллион ганглиозных аксонов против 30 000 слуховых нервных волокон), а отчасти потому, что улитка представляет собой уникальную внешнюю среду, подходящую для вживления стимулирующего протеза. Опытные образцы визуальных протезов были имплантированы как в сетчатку, так и в визуальную кору, но ни одна из попыток не имела сопоставимого клинического успеха. Тем не менее работа продолжается.

Генетическая терапия

Большинство психологических и неврологических дисфункций возникает из-за того, что некоторые системы нейромедиаторов являются чрезмерно активными, неактивными или не сбалансированными с другими системами. Учитывая, что нейропередача регулируется экспрессией гена, модификация этой экспрессии является явной целью терапии. Недавно пересадка новых генов у взрослых животных и человека была достигнута с помощью такой вирусной трансфекции, как модификация *аденовирусов* (вирусов, которые вызывают простуду), когда осуществляется вставка желаемого гена в геном пациента, который затем будет выражен как его родная ДНК, но будет исправлять дисбаланс нейромедиаторов. Генетическая терапия, вероятно, станет революцией в медицине и нейронаучных исследованиях в ближайшие десятилетия.

Усиление функций: изменение нас самих

Сейчас мы начинаем улучшать самих себя. Это самоулучшение выходит далеко за рамки вакцин, хирургических процедур и протезирования, которые меняют наши тела, оно меняет наш мозг, который напрямую соединяется с электронными сетями и через них — с Вселенной.

Представьте себе, что, возможно, с помощью развития существующих технологий вы будете использовать имплантированный нейронный протез для входа в Интернет силой одной мысли. Подобные протезы помогут нам делать переводы с иностранных языков или выполнять сложные математические расчеты. Они позволят нам общаться с кем-то на Земле посредством одной мысли об этом человеке.

Звучит надуманно? Учтите, что нейропротезы, состоящие из сотен электродов, в качестве опытных образцов уже имплантированы нескольким людям, либо парализованным, либо слепым. Методы записи или стимуляции отдельных нейронов в головном мозге уже работают в существующих технологиях. Что остается сделать, так это достичь лучшего разрешения и лучшей обработки сигналов, а также более длительного срока работы имплантатов, что, без сомнения, и будет достигнуто за 20 лет.



Глава 2

Все о головном и спинном мозге

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Полушария и доли головного мозга

» Сенсации о гендерной разнице в обработке

» Функция спинного мозга в центральной нервной системе

» Роль вегетативной нервной системы

» Методы визуализации головного мозга

Прямо сейчас, когда вы читаете эту страницу, ваш мозг обрабатывает ее визуальные образы, разбивая их на буквы, слова и предложения. Вы понимаете значение этих образов благодаря воспоминаниям о значении слов и грамматике, а также активации этими словами ваших общих знаний о мире. Но как бы вы ни старались сосредоточиться на чтении, ваш мозг всегда делает гораздо больше. Мозг постоянно отслеживает и регулирует *все* функции тела, позволяя вам чихать, двигаться в кресле, подносить ко рту чашку с кофе, глотать и дышать.

Мозг является частью вашей нервной системы, которая представляет собой сеть подсистем и взаимосвязанных частей. Головной и спинной мозг (вместе с сетчаткой глаза) образуют *центральную нервную систему*. Спинной мозг соединен с мышцами, органами и рецепторами через *периферическую нервную систему*, включающую вегетативную нервную систему, которая регулирует непроизвольные движения (сердечный ритм, процессы пищеварения, внутреннее

регулирование температуры и еще многое другое). Нервная система состоит из *нейронов,* которые обрабатывают и передают сигналы, и *глиальных клеток*, образующих структуры, в которых находятся нейроны, и обеспечивающих необходимую поддержку их работоспособности и благополучия.

В этой главе мы представили грубую анатомию головного и спинного мозга (грубую не в смысле "отвратительную", а в смысле "обобщенную"). Мы описали методы, используемые для понимания того, как работает мозг, и рассмотрели спорную гипотезу о том, что мужской и женский мозг обрабатывают информацию по-разному.

Взгляд внутрь черепа. Мозг и его составляющие

Самое сложное (из известных нам) устройство во Вселенной — находящаяся в вашем черепе полуторакилограммовая масса клеток, называемая *мозгом*. Мозг состоит примерно из 100 миллиардов нейронов, что приблизительно равняется числу всех звезд в нашей галактике Млечный Путь и числу всех известных галактик во Вселенной.

Как и всякое сложное устройство, мозг состоит из многих частей, каждая из которых, в свою очередь, состоит из многих частей, которые, в свою очередь, тоже состоят из частей, вплоть до "винтиков и гаек" — нейронов.

На рис. 2.1 показан вид мозга с левой стороны. На нем выделены четыре основные доли (лобная, теменная, височная и затылочная). Также показаны первичные сенсорные области, которые, за исключением обоняния, получают прямые входы из периферии через таламус. Первичная моторная область прямо проецирует в нижние мотонейроны, которые управляют мышцами. С этой стороны вы также можете увидеть подкорковые области, а именно мозжечок, находящиеся прямо под мозгом, и мозговой ствол (средний мозг, мост и продолговатый мозг), соединяющие мозг со спинным мозгом. На рис. 2.1 не показаны 12 черепных нервов, которые соединяют мозг с глазами, ушами, носом, лицевыми мышцами, кожей и некоторыми железами.

В следующих разделах мы рассмотрим разные части мозга по направлению сверху вниз.

Неокортекс: управляющий над управляющими

Почти весь показанный на рис. 2.1 мозг (за исключением мозжечка и мозгового ствола внизу) является *неокортексом*. *Нео* означает "новая", а *кортекс* — что-то вроде "скорлупы" или "внешней оболочки".

Рис. 2.1. Неокортекс

Неокортекс напоминает трехмерный пузырь с вмятинами или похож на большой кусок ткани, который скомкали, чтобы засунуть внутрь черепа. В разглаженном виде реальная площадь его поверхности составляет около 0,45 м^2, что эквивалентно площади примерно полутора керамических плиток. Очевидно, что такая большая поверхность оболочки не поместилась бы внутри вашего черепа, если бы ее немного не сложили!

Большой неокортекс отличает млекопитающих от остальных животных. Неокортекс человека настолько велик, что полностью покрывает весь остальной мозг, за исключением небольшой части *мозжечка*, выступающей сзади. Неокортекс позволяет нам производить наиболее сложную умственную деятельность, которую мы ассоциируем с возможностью быть человеком.



Отношение между неокортексом и остальным мозгом двоякое.

» **Неокортекс действует как набор комплексных подпрограмм в компьютерной программе, делающий возможной более сложную, нюансированную и специализированную обработку сенсорных входов и реакций на них.** Существовавшие до млекопитающих виды животных могли хорошо двигаться, чувствовать окружающую среду и демонстрировать умеренно сложное поведение, подобное тому, которое мы сейчас наблюдаем у птиц и ящериц. Все эти способности были возможны благодаря структурам мозга, которые гораздо старше, чем неокортекс, эти структуры все еще присутствуют у млекопитающих и опосредуют основной контроль за процессами мозга. Неокортекс позволил то, что стало новым уровнем развитого поведения, особенно социального поведения, достигшего своего апогея у людей в ходе изготовления орудий труда, что привело к возникновению языка и сознания высшего уровня.

» **Как ни парадоксально, лобная доля неокортекса работает как управляющий над управляющими.** Это опосредуется сложной многоуровневой функцией рабочей памяти, содержащейся в областях префронтальной коры, которая позволяет нам осуществлять сложные многоступенчатые действия. Чтобы написать курсовую работу в течение следующей недели, вы должны составить план: собрать и прочитать справочную литературу, найти время, чтобы напечатать работу, организовать питание и поездки по другим делам и не слишком отвлекаться на встречу с выпускниками на выходные. Долговременное целевое планирование невозможно без работы хорошо развитых лобных долей.

В следующих разделах мы познакомим вас с главными частями неокортекса: с четырьмя основными долями (лобной, теменной, височной и затылочной) и некоторыми впадинами и выступами в ткани неокортекса. Мы также объясним терминологию, используемую для определения положения внутри него: дорсальное, вентральное, антериальное и т. д.

Ориентация в неокортексе: дорсальное, вентральное, антериальное и постериальное направления

Представьте себе акулу. Из воды торчит выходящий из ее спины *дорсальный* плавник, поэтому дорсальный (относящийся к спине) показывает направление вверх. Противоположный ему, *вентральный*, относится к низу. То же самое и с четвероногими животными, у которых *дорсальный* — верхний, а *вентральный* — нижний. Всё становится немного сложнее с людьми и другими приматами, потому что мы стоим на двух ногах. В отношении к спинному мозгу *дорсальный* означает задний, а *вентральный* — передний, поэтому они не имеют отношения к верху или низу, когда мы стоим.

Но как мы определяем направления в головном мозге? Там *дорсальный* обозначает его верхнюю часть, а *вентральный* — нижнюю. Понятие *антериальный* относится к фронтальной (лобной) части, а *постериальный* — к спинной (затылочной) части. *Примечание:* понятия *антериальный и постериальный* (в головном мозге) постепенно вытеснили старые и более эквивалентные понятия *ростральный* и *каудальный* соответственно, хотя вы все еще можете их встретить.

Если термины *антериальный* и *постериальный* используются для обозначения положения спереди и сзади в головном мозге, то термины, обычно используемые для направления верх-низ, — *супериальный* и *инфериальный*. Нейроучены также используют термины *медиальный* и *латеральный* для обозначения областей головного мозга, соответственно близких к центру и тех, которые находятся ближе к левому или правому краю.

Выемки и выступы: борозды и извилины

Выемки в неокортексе называются *бороздами*, а возвышенности между бороздами называются *извилинами*. Нет принципиальной разницы между тканью неокортекса, видимой на поверхности извилины, и той, которая спрятана внизу в борозде (рис. 2.2).

В некоторых случаях борозды отделяют кортикальные доли или функции мозга, но в большинстве случаев — нет. Области мозга, интенсивно взаимодействующие друг с другом, часто расположены рядом, но в конечном итоге любая область мозга может взаимодействовать с любой другой областью, создавая теоретически очень сложную проблему сборки, выходящую за рамки этой книги. Поэтому не волнуйтесь, вас не попросят дедуцировать систему борозд и извилин, исходя из основ, на первом же экзамене!

Вот что вам нужно знать: некоторые борозды разделяют части мозга, отвечающие за разные функции (например, центральная борозда, отделяющая лобную долю от теменной), и некоторые извилины, по-видимому, связаны с определенными функциями (например, супериальная височная борозда, специализирующаяся на обработке слуховых входов), но большинство борозд и извилин просто являют собой то, как мозг складывается, чтобы вписаться в череп, и не соответствуют какой-либо конкретной изолированной функции. Более того, картина извилин и борозд в мозге значительно варьируется не только от человека к человеку, но и от одной половины мозга к другой. Неокортекс — это то, что в целом называется *telencephalon* и означает что-то вроде конечной области мозга.

На рис. 2.2 также показаны некоторые другие структуры неокортекса. Вся поверхность неокортекса состоит из шести слоев клеток, дендритов этих клеток и аксонов, идущих к этим клеткам и от них к подкорковым структурам и другим областям коры. Его толщина составляет от 2 до 4 мм. Эта поверхностная оболочка содержит шесть одинаковых слоев одинаковых типов клеток,

характерных не только для неокортекса животных определенного вида, но и для всех видов млекопитающих. Строение и клеточная организация слуховой коры мыши аналогична строению и клеточной организации моторной коры слона.

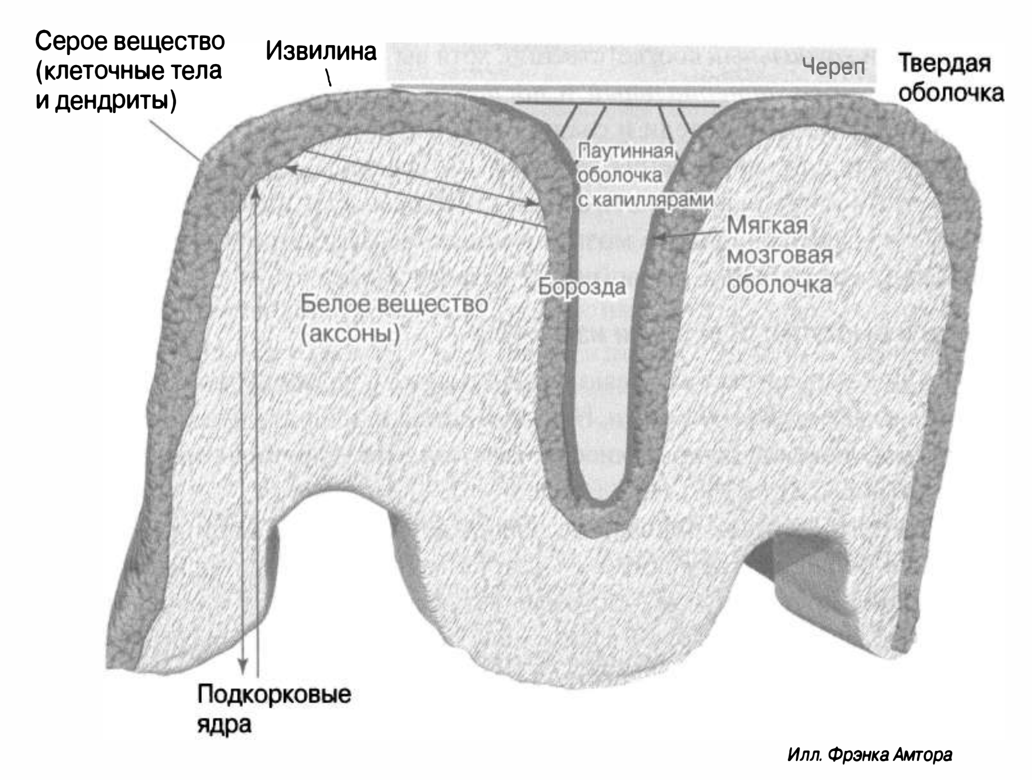


Рис. 2.2. Выемки (борозды) и выступы (извилины) в неокортексе

Под поверхностными слоями неокортекса находится белое вещество, называемое так из-за его внешнего вида, более бледного по сравнению с более темными слоями клеток на поверхностности. Белое вещество почти исключительно состоит из аксонов (и некоторых вспомогательных глиальных клеток). Аксоны белого вещества тянутся из нейронов в неокортексе и идут в другие области коры и подкорковые области или из этих областей. Этот слой почти всегда толще клеточных слоев выше. Большая часть объема мозга — это отростки, а не клетки.

Между неокортексом и черепом существуют три структурных слоя: мягкая мозговая оболочка, паутинная оболочка и твердая оболочка. Мягкая оболочка представляет собой тонкую мембрану, покрывающую всю поверхность неокортекса, в том числе и дно борозд. Паутинная оболочка — это полость, заполненная жидкостью, над мягкой оболочкой, которая включает кровеносные

капилляры, питающие мозг. Над паутинной оболочкой находится твердая оболочка — жесткая мембрана, которая не распространяется внутрь борозд. Над твердой мозговой оболочкой находится череп.

Левое и правое полушария

Наиболее очевидной характеристикой наблюдаемого мозга является то, что он состоит из двух почти зеркальных частей — долей, называемых *левым и правым полушариями*. Левое полушарие получает большинство входов извне и контролирует в основном правую часть тела. Это полушарие у людей также специализируется на языке, причинных связях, основанном на законах мышлении и аналитических навыках. Правое полушарие имеет дело с левой стороной тела, лучше распознает зрительные паттерны и отвечает за более целостное восприятие.

В решении большинства задач оба полушария используют стратегию "разделяй и властвуй", где левое полушарие обрабатывает детали, а правое схватывает общую картину. Оба полушария связаны друг с другом самым длинным в головном мозге волокнистым путем — *мозолистым телом,* содержащим 200 миллионов волокон.

Как ученые узнали о разнице в возможностях левого и правого полушарий? Один из важных источников данных поступает от людей со сложной формой эпилепсии, у которых было перерезано мозолистое тело, чтобы остановить распространение судорог из одной части мозга в другую. Стимулы могли поступать только в одно из полушарий этих пациентов. Когда стимулы поступали в правое (неязыковое) полушарие этих пациентов, те не могли вербально сообщать данные о себе, а только указывали левой рукой (контролируемой правым полушарием) на изображение, которое было представлено.

Несколько лет назад многие популярные психологии рассуждали о том, что люди должны избегать присущей им аналитической обработки левым полушарием и научиться использовать свое холистическое, творческое, правое полушарие. Истина состоит в том, что мы используем оба полушария для решения практически всех задач, и задачи, ориентированные только на левое полушарие, например сочинение стихов, безусловно, включают в себя творчество.

Четыре главные доли мозга

Неокортекс разделен на четыре главные доли: лобную, теменную, височную и затылочную (см. рис. 2.1).

» **Лобная доля**, как следует из ее названия, включает в себя всю лобную часть неокортекса и большую антериальную часть мозга до главной борозды, называемой *центральной бороздой*, которая проходит из одного края в другой примерно посередине мозга.

- **Теменная доля** расположена прямо сзади центральной борозды, доходя почти до крайней постериальной точки.
- **Затылочная доля** — это доля, начинающаяся с крайней постериальной точки. У большинства людей не существует четкой непрерывной границы между теменной и затылочной долями.
- **Височная доля** — это языкообразное расширение, начинающееся от границы между затылочной и теменной долями и простирающееся в антериальном направлении.

Следующие разделы расскажут о каждой доле мозга более подробно.

Лобная доля

Лобная доля неокортекса (естественно, мозг имеет по одной лобной доле с каждой стороны), как говорит ее название, расположена спереди. Лобная доля простирается от передней части черепа до борозды, которая отделяет ее от теменной доли и находится примерно на полпути к задней части мозга (затылочная доля). Эта борозда называется *центральной бороздой* или *центральным разломом*. Передняя лобная извилина, находящаяся непосредственно антериально (спереди) от центральной борозды, называется *первичной моторной корой*.

Клетки первичной моторной коры (верхние мотонейроны) посылают свои аксоны (выходящие отростки) вниз к спинному мозгу и непосредственно связываются с мотонейронами, которые активируют мышцы (нижние мотонейроны). Ученые узнали об этом благодаря таким нейрохирургам, как Уайлдер Пенфилд, который обнаружил, что электрическая стимуляция этой области во время диагностической операции при лечении эпилепсии вызывает мышечные движения. Пенфилд и другие ученые показали, что существует упорядоченное (хотя и искаженное) картирование между точкой, стимулируемой в первичной моторной коре, и мышцей в теле, которая будет подергиваться.



ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Эта “моторная карта” (называемая *гомункулусом*) обладает некоторыми интересными свойствами. Одно из них заключается в том, что область первичной моторной коры, участвующей в управлении, например, мышцами лица и рук, в пропорциональном отношении намного больше той, которая управляет гораздо бóльшими мышцами, например ног. Это связано с тем, что в таких частях тела, как лицо, мышцы более мелко дифференцированы, чтобы обеспечить очень сложные и тонкие паттерны движений (вспомните все используемые нами мириады выражений лица), тогда как многие большие мышцы в основном просто отличаются количеством общих сокращений. Еще одним интересным аспектом этой карты является то, что области моторной иннервации некоторых частей тела, например

лица и рук, расположены близко друг к другу в гомункулусе, но часто далеко друг от друга на коже. Вы можете прочитать больше об этой карте в главах 4 и 10.

На рис. 2.3 показано расположение моторной коры и некоторых других значимых отделов лобной доли.

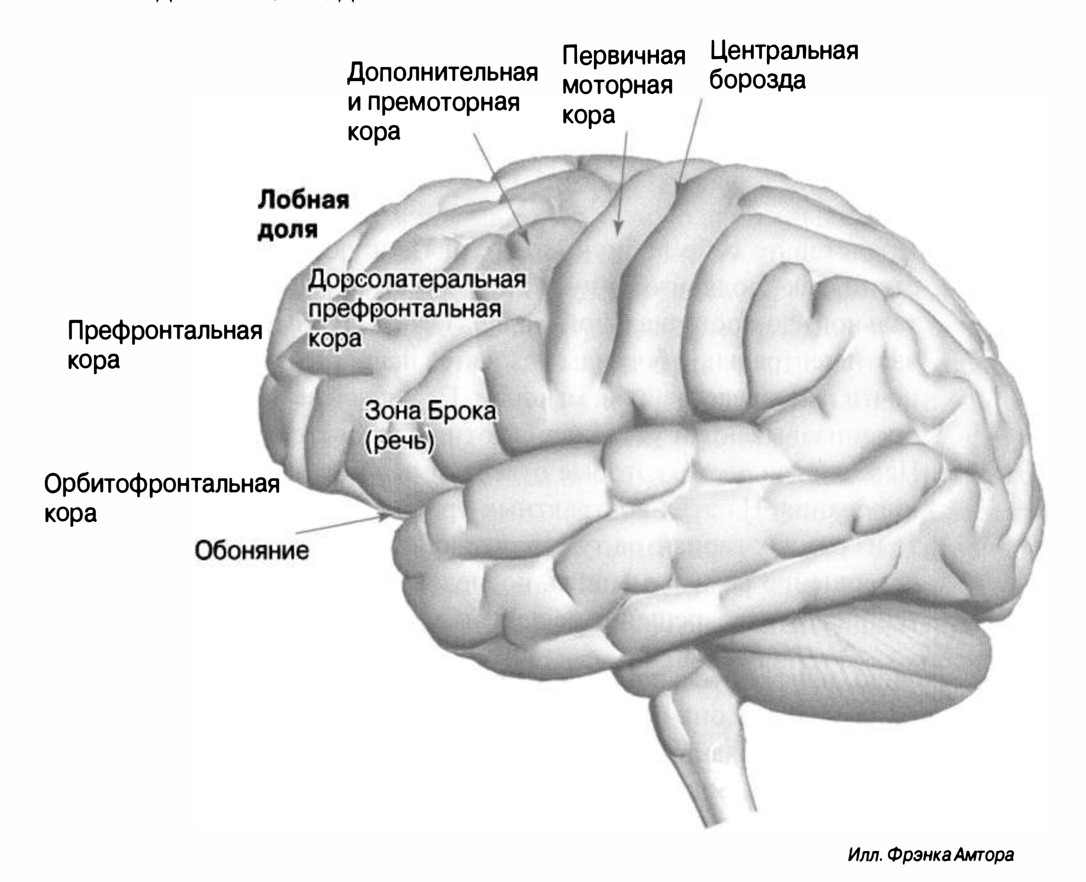


Рис. 2.3. Деления внутри лобной доли

Самая антериальная часть лобной доли называется *префронтальной корой*. У человека префронтальная кора занимает бо́льшую часть лобной доли. Первичная моторная кора является самой постериальной частью лобной доли и расположена непосредственно перед центральной бороздой. Двигаясь от первичной моторной коры в антериальном направлении (вперед, к лобной части черепа), вы обнаружите ряд областей, которые выполняют все более абстрактные моторные функции. Дополнительная моторная область и премоторная кора занимаются координацией и последовательностью движений нескольких мышц. Антериально по отношению к ним (не помечены) находятся области,

называемые *фронтальными зрительными полями*, которые участвуют в зрительном внимании.

Перед премоторной и дополнительной моторной корой, а также фронтальными зрительными полями находится префронтальная кора, которая, несмотря на свое название, является частью лобной доли. Префронтальная кора имеет дело с наиболее абстрактными аспектами планирования. Рассмотрим игру в теннис: когда мяч летит к вам, вы можете выбирать (если у вас есть время), как его отбить — сверху или снизу, на пике или на срезе. Вы можете решить стоять на месте и вообще не отбивать мяч, если считаете, что он будет вне игры. Такие решения принимаются в самых антериальных частях префронтальной коры.


ЗАПОМНИ!

Представьте себе лобную долю, связанную с выполнением действий, как "поляризованную", протянутую от антериальной (фронтальной) до постериальной (задней) части. В самой дальней задней части центральной борозды находятся нейронные отростки, идущие почти непосредственно к мышцам. Перед ней есть области, которые организовывают и устанавливают последовательность движений. Перед ними — те, которые отвечают за уровни абстрактного планирования. На этих абстрактных уровнях вы, например, выбираете из разных вариантов ту стратегию, которая может задействовать совершенно разные мышцы, последовательность мышц или, как в теннисной игре, решение не двигаться вообще.

Как правило, префронтальная кора у приматов больше, чем у других млекопитающих, а у людей она больше, чем у других приматов. Это связано с количеством операций планирования высокого уровня, выполняемых представителями разных видов. Большинство млекопитающих в основном действуют согласно инстинкту и не живут в сложно дифференцированных социальных группах. Приматы, напротив, имеют сложную мужскую и женскую иерархию и могут организовывать заговоры друг против друга, на которые требуются годы планирования. Люди изготавливают инструменты, меняют окружающую среду в своих целях и имеют конкретные отношения с сотнями других людей (и это еще задолго до изобретения сети Фейсбук).

Область префронтальной коры, называемая *дорсолатеральной префронтальной корой* (потому что находится в верхней (дорсальной) и наружной (латеральной) части), имеет решающее значение для так называемой *рабочей памяти* — содержания ваших мыслей в любой данный момент времени. Рабочая память необходима для всех высокоуровневых когнитивных функций, включая принятие и выполнение решений.

Ниже и еще более медиально к дорсолатеральной префронтальной коре находится область, называемая *вентромедиальной префронтальной корой*. Эта область играет важную роль в принятии социальных решений (социальный интеллект) и оценке рисков.

Теменная доля

Непосредственно постериально за центральной бороздой (сзади) находится *теменная доля*. Эта доля распространяется от центральной борозды назад до не очень хорошо структурированной границы с затылочной долей (вернитесь к рис. 2.1).

Теменная доля содержит нейроны, которые получают сенсорную информацию от кожи и языка, и обрабатывают получаемую другими долями сенсорную информацию от ушей и глаз. Основные сенсорные входы из кожи (касание, температура и болевые рецепторы) ретранслируются через таламус в извилину, находящуюся непосредственно постериально по отношению к центральной борозде, где существует карта кожи. Эта карта искажена таким образом, что области кожи с высокой чувствительностью, например лицо и кончики пальцев, намного больше, чем области с низкой чувствительностью, такие как спина. Если это напоминает вам то, что происходит в первичной моторной области, находящейся прямо с противоположной стороны центральной борозды, то вы не ошиблись. Сенсорный гомункулус очень напоминает карту первичной моторной коры. Чтобы выполнить сложную моторную задачу, например завязать узел, вам нужна высокая чувствительность пальцев для управления тонко дифференцированными движениями. В главе 4 содержится более подробное описание этой карты.

Затылочная доля

Задняя часть мозга — это затылочная доля. Эта область обрабатывает визуальный вход, который посылается в мозг сетчаткой через таламус. Сетчатка проецирует упорядоченный **объемный** образ на задний полюс затылочной доли, который называется *областью V1* (первая визуальная область), таким образом, что активность в разных частях V1 соотносится с тем, что находится в поле вашего зрения в настоящий момент. Другими словами, V1 является еще одной картой.

Затылочная доля содержит много других визуальных карт, полученных из V1 (V2, V3, V4 и так далее), почти все они целиком посвящены обработке зрения. Другие подобласти за пределами V1 специализируются на визуальных задачах, таких как определение цвета, восприятие глубины и обнаружение движения. Зрительные ощущения дополнительно обрабатываются проекциями из этих, более высоких, чем затылочная, областей, в других областях теменной

и височных долей, но их обработка зависит от ранней обработки затылочной доли. Ученые знают это, потому что повреждение V1 вызывает слепоту в той части зрительного поля, которая проецирует сюда.



Тот факт, что визуальная система для обработки содержит целую долю, подчеркивает важность высокой остроты зрения по сравнению с другими нашими чувствами.

Височная доля

Височная доля совмещает слуховую и зрительную информацию. Супериальная (верхняя) и медиальная (центральная) части височной доли получают слуховой вход из части таламуса, передающей информацию из ушей. Инфериальная (нижняя) часть височной доли выполняет визуальную обработку с целью распознавания объектов и паттернов. Медиальная и антериальная части височной доли участвуют в визуальном распознавании очень высокого уровня (например, распознавании лиц), как и в узнавании, основанном на памяти.

Структура под неокортексом: таламус

Итак, что находится под неокортексом (и иерархически ниже него)? Таламус. Кора взаимодействует с остальной частью мозга главным образом через структуру, называемую *таламус*, который вы можете видеть, наряду с другими структурами, на рис. 2.4.

Таламус и еще одна структура, называемая *гипоталамус* (которая контролирует такие *гомеостатические* функции организма, как поддержание температуры и соблюдение циркадного ритма), образуют *промежуточный мозг*. Промежуточный мозг — название, данное таламусу и гипоталамусу за их нахождение чуть ниже неокортекса и взаимодействие с ним в период эмбрионального развития.



Корень слова “таламус” происходит от греческого слова *tholos*, которое означает “вход в здание”, так что вы можете представлять таламус как ворота в кору. Практически все сигналы органов чувств передаются через таламус, как и сигналы других подкорковых областей. Многие области неокортекса также общаются друг с другом через таламус.

Итак, что же точно делает таламус? Он функционирует как командный центр, контролирующий информацию, которой обмениваются разные части неокортекса с остальным мозгом. Если неокортекс делает очень детальный анализ паттернов, на которые вы смотрите, таламус контролирует то, куда вы




смотрите. Если ваш неокортекс поврежден, вы теряете определенные навыки. Если ваш таламус достаточно сильно поврежден, вы теряете сознание.

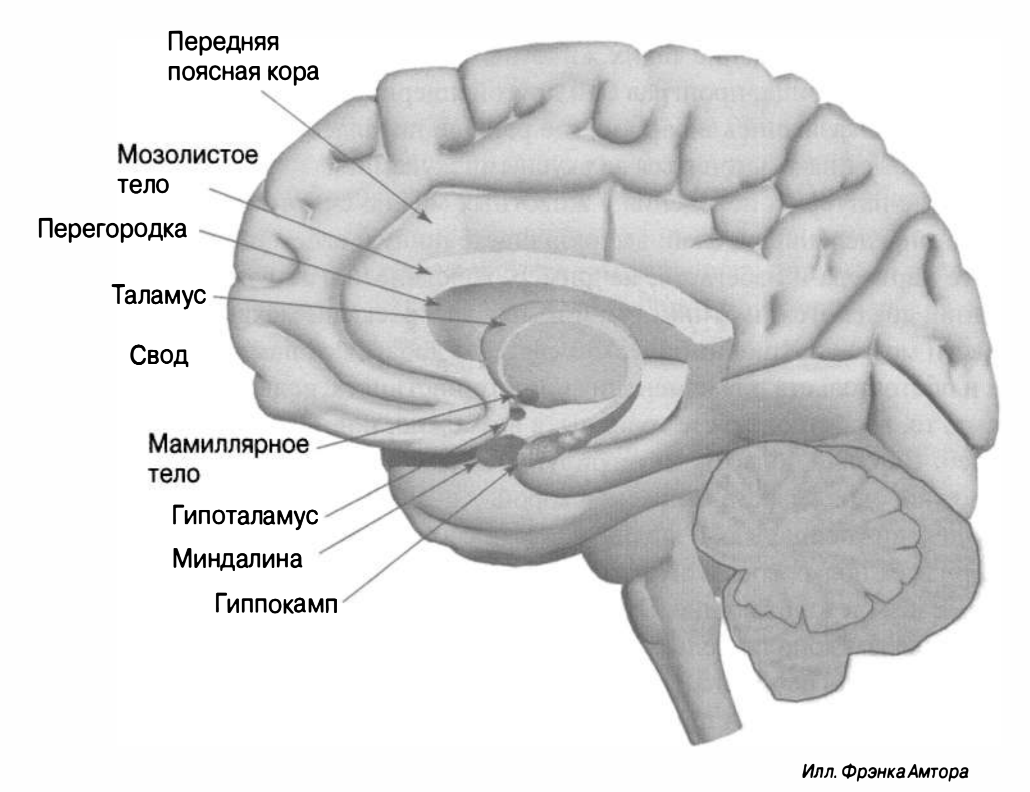


Рис. 2.4. Таламус и лимбическая система

Лимбическая система и другие важные подкорковые области

Под неокортексом находятся несколько важных подкорковых областей мозга. Одной из наиболее важных является сеть отдельных, филогенетически старых ядер, называемых *лимбическая система* (то, что ядра этой лимбической системы являются филогенетически старыми, означает, что они существовали у видов, намного более старых, чем млекопитающие, например у ящериц, птиц и, вероятно, динозавров). В лимбической системе находятся несколько важных структур (см. рис. 2.4).

Лимбическая система эволюционировала в сторону встраивания памяти в общий контроль за поведением посредством *гиппокампа* и *миндалины*. Эти структуры памяти взаимодействуют не только с неокортексом, но также и с более старым типом коры, называемым *поясная кора*. Поясную кору иногда называют *промежуточной корой* — корой, которая до появления неокортекса развилась в орган высокоуровневого контроля за поведением.

Вот как, по мнению многих ученых, это работает. Такие животные, как ящерицы (существовавшие задолго до того, как появились млекопитающие), явно обладают способностью запоминать, несмотря на отсутствие неокортекса. Память изменяет поведение таких животных с помощью того, что нам кажется эмоциями. Ящерица, проиграв бой другой ящерице, *испугается* ее, если увидит снова. Оказавшись в районе, где раньше питалась, ящерица испытывает *голод* и может начать гоняться за вкусными жуками.

Общие паттерны поведения у животных можно считать организованными вокруг определенных целей: вы либо ищете пищу и избегаете хищников, либо ищете партнера и избегаете, например, холода. Многие из этих целевых состояний создаются инстинктами и гомеостатическими механизмами. Однако области мозга внутри лимбической системы добавляют память прошлых опытов и обстоятельств для изменения чистого инстинкта: если вы не ели какое-то время, то, вероятно, будете голодны, а возможно, и нет, если над вами кружит ястреб. Верхняя область, интегрирующая всю эту лимбическую обработку, возможно, однажды стала поясной корой.

Млекопитающие, как и люди, надстраивают таламус и систему неокортекса поверх всех подкорковых областей, которыми обладали наши предки — позвоночные не млекопитающие. Вместо того чтобы заменять эти старые системы, мы добавляем дополнительные слои, способные делать более тонкие расчеты. Например, многие хищные млекопитающие охотятся стаями или семейными группами и по очереди приносят добычу отдыхающим членам стаи, используя очень сложные и гибкие стратегии кооперации. Вы никогда не увидите подобного у ящериц. Хотя у ящериц есть лимбическая система и такая область памяти, как гиппокамп, им не хватает большого неокортекса для выполнения действительно сложных вычислений, включающих память.

В следующих разделах мы более подробно рассмотрим основные системы памяти — гиппокамп и миндалину и другие области мозга, с которыми они взаимодействуют.

Гиппокамп

Первоначально считалось, что лимбическая система участвует в производстве и обработке эмоций. Тем не менее одна структура мозга внутри этой системы, гиппокамп, как теперь известно, играет решающую роль в формировании памяти. Гиппокамп получает входы из практически всего неокортекса. Через специально регулируемые синаптические рецепторы, называемые *NMDA-рецепторами*, он может связывать практически любую группу характеристик, которые определяют объект и его контекст. Виды памяти, в которых участвует гиппокамп, являются эксплицитной памятью, основанной на знаниях, например на ассоциации западного края водоема с опасностью появления

хищника. Обучение, связанное с улучшением двигательных навыков, например ускорение при беге, если появляются определенные препятствия, происходит в мозжечке и моторной коре.

Миндалина

Прямо перед гиппокампом есть еще одна структура памяти, которая *в первую очередь* связана с эмоциональной обработкой, — миндалина. Миндалина взаимодействует с областью префронтальной коры, называемой *орбитофронтальной* (или *вентромедиальной префронтальной*) корой, для генерации и обработки основных эмоций — гнева, счастья, отвращения, удивления, печали и особенно страха. У людей с повреждением миндалины понижена способность реагировать на ситуации, которые вызывают страх, и избегать их.

Орбитофронтальная кора

Миндалина и другие структуры лимбической системы взаимодействуют с частью префронтальной коры, называемой *орбитофронтальной корой*. Это медиальная инфериальная часть префронтальной коры (исключая латеральные области, которые называются *латеральной префронтальной корой*). Предположим, что в какой-то пятничный вечер, когда вы ехали на машине домой, на каком-то перекрестке в вас чуть не въехал другой автомобиль. Весьма вероятно, что еще долгое время после аварии при приближении к этому перекрестку, особенно по пятницам, вы будете чувствовать небольшие приступы страха или беспокойства. Ваша орбитофронтальная кора запомнила обстоятельства, а миндалина запомнила страх.

Передняя поясная кора

Миндалина и другие структуры лимбической системы также взаимодействуют с областью промежуточной коры, называемой *передней поясной корой*, которая является наиболее антериальной частью поясной коры (см. рис. 2.4). Эта область мозга, по-видимому, отслеживает прогресс в достижении любой преследуемой вами цели и вырабатывает сигнал наподобие “ах” и “ох”, когда что-то не работает, указывая на необходимость изменения стратегии на другую, более успешную.

Базальные ганглии

Еще одной группой подкорковых структур мозга, играющих решающую роль в планировании, организации и осуществлении движений (наряду с лобными долями), являются *базальные ганглии*. Базальные ганглии состоят из пяти основных ядер: хвостатого ядра, скорлупы, бледного шара, черной субстанции и субталамического ядра (рис. 2.5).

Хвостатое ядро
Полосатое тело
Скорлупа
Бледный шар
Субталамическое ядро
Черная субстанция

Илл. Фрэнка Амтора

Рис. 2.5. Базальные ганглии и мозжечок

Эти ядра составляют взаимосвязанную систему, которая взаимодействует с таламусом и неокортексом для контроля за поведением. Данный перечень также характеризует каждое ядро.

» **Хвостатое ядро.** Входы в базальные ганглии из неокортекса первоначально поступают в хвостатое ядро и ядро, называемое скорлупой. На самом деле комплекс из хвостатого ядра и скорлупы сейчас, как правило, называют *полосатым телом*. Анатомически хвостатое ядро представляет собой клеточное кольцо, которое со всех сторон, кроме нижней части, окружено комплексом базальных ганглиев. Выход хвостатого ядра ведет в бледный шар.

» **Скорлупа** — это большое ядро внутри комплекса базальных ганглиев с соединениями входа-выхода, как и у хвостатого ядра.

» **Бледный шар** является начальным выходом ядер базальных ганглиев через ингибиторные соединения в таламус.

» **Черная субстанция** посылает "разрешающие" подключения к сигналам, проходящим через полосатое тело. Это ядро хорошо известно своей причастностью к болезни Паркинсона, которая вызывается смертью дофаминергических нейронов в самом ядре. Без этих нейронов становится трудно инициировать произвольные движения.

» **Субталамическое ядро** также модулирует выход *бледного шара*. Это ядро часто является мишенью для хирургических имплантатов при глубокой стимуляции мозга с целью облегчения симптомов болезни Паркинсона.

Даже эксперты в области базальных ганглиев готовы признать, что внутреннее функциональное строение базальных ганглиев в настоящее время плохо изучено. Эти ядра организованы примерно так же, как *мозжечок*, — филогенетически старый центр координации движения, с которым они взаимодействуют. Чтобы больше узнать о мозжечке, перейдите в раздел “Координация движения: мозжечок”.

Переход между головным и спинным мозгом

Следующие три области мозга, которые мы рассмотрим, — средний мозг, мост и продолговатый мозг — образуют переход между головным и спинным мозгом. Средний мозг, мост и продолговатый мозг вместе составляют ствол головного мозга. Эти области филогенетически *очень* старые и встречаются у всех позвоночных. Они контролируют такие основные действия, как координация локомоции, движения глаз и регулирование гомеостаза тела, например дыхания, частоты сердечных сокращений и температуры.

Средний мозг

Внешняя область называется *средним мозгом*. Средний мозг содержит низкоуровневые процессоры, которые контролируют движения глаз и помогают локализовать звук.

Основной зрительной областью в среднем мозге является *верхнее четверохолмие*, контролирующее так называемое *саккадические* движения глаз. Верхнее четверохолмие получает проекции из примерно одной десятой всех ганглиозных клеток сетчатки у людей и из гораздо большего количества клеток сетчатки у других млекопитающих. У позвоночных, не относящихся к классу млекопитающих, например лягушек, место верхнего четверохолмия занимает верхнее двухолмие (так называемый *tectum*), являющееся основной зрительной мишенью сетчатки и важнейшей координирующей областью большей части визуально ориентированных действий.

Исследования Массачусетского технологического института в конце 1950-х годов показали, что определенные клетки ганглия в глазу лягушки реагируют только на маленькие движущиеся объекты размером с жуков, на которых охотится лягушка, — детекторы жуков. Электрическая стимуляция области *tectum* у лягушки или жабы вызывала щелчок языком в сторону воображаемых жуков в визуальном поле, проецирующем в стимулируемый *tectum*.

У млекопитающих, например людей, верхнее четверохолмие, главным образом, контролирует движения глаз, оставляя контроль за зрительно ориентированным поведением, например ударами по теннисному мячу, таламической системе неокортекса, находящейся в теменной доле.

Слуховые волокна внутреннего уха проецируют в область обработки чуть ниже верхнего четверохолмия, названного по довольно очевидной причине *нижним четверохолмием*. Нейроны в этой структуре проецируют в нейроны слуховой области таламуса, которая в свою очередь проецирует в слуховую область неокортекса в верхней части височной доли.

Средний мозг также включает в себя один из базальных ганглиев, **черную субстанцию** (см. рис. 2.5). Другие ядра в среднем мозге, такие как ядра *голубого пятна*, *шва* и вентральные тегментарные области, делают обширные, но диффузные модуляторные проекции по всему неокортексу. Это означает, что они делают только малую часть из тысяч синапсов на конкретных целевых клетках, тем самым способствуя небольшому модуляторному возбуждению или торможению большого числа нейронов во многих областях мозга, но не отправляют основные сигналы этим целевым нейронам.

Ретикулярная формация

Важная область мозга, которая проходит через бóльшую часть подкорки, включая средний мозг, называется *ретикулярной формацией*. Слово "ретикулярная" происходит от латинского слова "сеть". Ретикулярная формация представляет собой не столько определенную структуру, сколько непрерывную сеть, распространяющуюся на многочисленные области мозга и взаимодействующую с ними. Ретикулярная формация охватывает средний мозг, мост и продолговатый мозг и продолжается в ретикулярных "зонах" над средним мозгом и под продолговатым мозгом, с заходом в спинной мозг. Ретикулярная формация контролирует все жизненно важные функции, например частоту сердечных сокращений, дыхание, температуру и даже бодрствование. Повреждение ретикулярной формации, как правило, приводит к коме или смерти.

Обработка основных сигналов: мост и продолговатый мозг

Мост, находящийся под средним мозгом, содержит ядра, которые опосредуют некоторые слуховые и вестибулярные функции. Слуховые функции заключаются в сравнении нейронами громкости и продолжительности звуковых сигналов между двумя ушами для слуховой локализации (при содействии нижнего четверохолмия в среднем мозге). Некоторые ядра моста получают входы из вестибулярной системы внутреннего уха (полукружные каналы) и сообщаются с мозжечком для установления равновесия. Повреждение этих ядер моста или вестибулярной системы может привести не только к хроническому

головокружению, но даже к неспособности вставать. Мост получает сенсорный вход от лица и посылает двигательные нейроны в лицевые мышцы, контролирующие как произвольные, так и непроизвольные выражения лица.

Под мостом находится нижняя область мозга, называемая *продолговатым мозгом*. Нижняя граница продолговатого мозга является верхом спинного мозга. Большая часть продолговатого моста состоит из путей нейронных волокон (называемых *пирамидами* из-за их формы в поперечном сечении), которые несут сенсорную информацию из кожи, мышц и сухожилий в мозг и информацию двигательных команд, спускающуюся из первичной моторной коры в лобной доле, в спинной мозг, чтобы контролировать мышцы тела. Две области в продолговатом мозге, так называемые *тонкие* и *клиновидные пучки,* интегрируют входящую и выходящую информацию. Как и мост, некоторые сенсорные входы изо рта (включая нейроны языка, содержащие информацию о вкусе), лица и горла, также делают синапсы в продолговатом мозге.

Координация движений: мозжечок

Мозжечок ("маленький мозг") представляет собой сложную, координирующую движение структуру, которая, по некоторым оценкам, содержит столько же нейронов, сколько и вся нервная система. Подобно неокортексу, мозжечок плотно покрыт бороздами и извилинами. Это одна из филогенетически самых старых частей мозга, поскольку у всех позвоночных, включая хрящевых рыб, например акул, есть мозжечок. Мозжечок помогает изучать и контролировать время последовательности движений. Повреждение мозжечка приводит к тому, что движения человека становятся медленными, неуклюжими, роботоподобными.

Мозжечок берет начало от моста (см. рис. 2.5), хотя большинство его связей ведут к двигательной коре через таламус. По своей структуре мозжечок состоит из наружной оболочки, внутреннего белого вещества (волокон аксонов) и четырех пар ядер, находящихся глубоко внутри. Большинство входов и выходов мозжечка проходят через глубокие ядра. Его активность модулируется связями между этими ядрами и областями внешней, или корковой, обработки. Самый большой выход мозжечка ингибирует таламус, который через генерируемую корой обратную сенсорную связь превращает его в постоянный моторный контроль для достижения гладкого, точного, скорректированного обратной связью движения.

Структура и взаимодействие мозжечка с остальным мозгом аналогично структуре и взаимодействиям между глубоким таламусом и более поверхностным и обширным неокортексом. Вернитесь к разделу "Неокортекс: управляющий над управляющими" для дополнительной информации о неокортексе.

Разница в мозге: размер, структура и другие особенности

До этого момента я говорил о человеческом мозге так, словно у всех людей он одинаков. Но это не так. Следовательно, возникает вопрос: насколько различается мозг у разных людей и насколько важны эти различия? Следующие разделы детально касаются некоторых различий.

Мой — больше, чем твой!

Одним из явных отличий мозга у разных людей является его *размер.* Средний размер мозга человека составляет примерно 1300 $см^3$. У взрослых людей вариации в 10% вокруг этой нормы считаются обычными, а это означает, что размер мозга многих людей на 10% меньше или больше стандартных 1300 $см^3$.

Размер мозга, как правило, соотносится с размером тела, и, таким образом, большие мужчины, как правило, обладают мозгом большего размера, чем маленькие женщины. Насколько важны эти вариации? На самом деле не очень. Есть много задокументированных случаев небольшого мозга у гениев и, конечно же, все мы встречали многих дураков с довольно большим мозгом (или, по крайней мере, с большой головой — то, что мы могли наблюдать).

Важно то, что внутри: разница в структурной организации

А как насчет структурной организации мозга? Все люди имеют более или менее одинаковые главные извилины и борозды, но и тут есть варианты. На самом деле, если вы внимательно посмотрите на любой реальный мозг, то убедитесь, что редко полушария бывают почти полным зеркальным отражением друг друга (но это не означает, что вы можете узнать, является ли человек правшой или левшой, посмотрев на оба его полушария).

На самом деле это количество различий между полушариями также является нормой. Это одна из причин, по которой во время операций на мозге при эпилепсии составляются функциональные карты областей вокруг целевой области: необходимо убедиться, что не будут удалены важные области, например контролирующие язык (одной из причин составления функциональных карт является то, что сама патология в эпилептическом мозге может быть вызвана некоторым смещением функций нормальных областей).

Чего мы не можем наблюдать на уровне общей структуры мозга, так это его внутренних связей.

Различия, обусловленные гендером

Хотя общая структура и более мелкие соединения внутри мужского и женского мозга примерно одинаковы, ряд недавних исследований показал, что мужской и женский мозг различаются тем, что можно назвать "стилем" обработки — мужчины предпочитают общую картину, "географический" способ организации знаний, а женщины более склонны к линейной, методической системе знаний. Например, спросите мужчину о каком-то маршруте, и он будет объяснять вам общий план и ваше положение на нем относительно того места, куда вы пытаетесь попасть, в то время как женщина объяснит вам последовательность поворотов, которые вы должны будете сделать, чтобы попасть туда. (Ты права, Вирджиния, мы действительно иногда думаем и говорим на разных языках!)

В следующем разделе мы рассмотрим некоторые из спорных гипотез о различиях между мужским и женским мозгом.

Какую часть вашего мозга вы используете? Различия в латерализации

Еще одно очевидное (хотя и спорное) заявленное различие заключается в том, что мужской и женский мозг различаются общим количеством специализаций в двух полушариях (латерализацией). Сканирование мозга показывает, что женщины, как правило, используют большее количество, причем симметричных, областей мозга для решения одной и той же задачи, чем мужчины. Также женщины, как правило, имеют большее количество соединительных волокон в мозолистом теле — тех волокон тракта, которые связывают оба полушария.

Главная идея заключается в том, что мужской мозг более, чем женский, латерализован, а это означает, что функции в нем, как правило, более ограничены одним полушарием.

Следствием этой гипотезы является то, что мужской мозг более специализирован, особенно в пространственной обработке правым полушарием. Поэтому преимуществом мужчин является то, что благодаря латеральной специализации они способны обрабатывать пространственные, присущие правому полушарию, задачи в некотором смысле более глубоко. Недостатком является то, что они, как правило, более подвержены расстройствам в виде инсультов или патологий, влияющих только на одну половину мозга, потому что эти их способности менее дублированы зеркальным отражением в другом полушарии.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Также считалось, что аутизм не только гораздо чаще встречается у мужчин, но даже является своего рода "исключительно мужской" конфигурацией мозга, с гениальными навыками в определенных видах сложной обработки, сопровождающимися плохим языком и социальным развитием.



Теория латерализации объясняет общее превосходство женщин над мужчинами в языковых навыках таким образом: меньшая специализация позволяет обоим полушариям женского мозга обрабатывать язык.

Проблема далеко не решена. Некоторые считают, что наблюдаемые мужские (женские) различия в активности мозга и навыках имеют только культурные основания и ничего общего с какими-то внутренними особенностями строения. Другие — как правило, те, кто отстаивают биологические основания различий, — полагают, что мужской и женский мозг во время развития по-разному *восприимчив* к латерализации языка или пространственных навыков.

Полемика о развитии мозга

Оценку каждой из этих гипотез еще больше затрудняет то, что опыт однозначно меняет развитие мозга. Таким образом, основанный на гендерных различиях культурный опыт может так изменить его развитие, что в мозге взрослого человека появятся реальные биологические деления на мужской и женский. Как вы можете представить, эта небольшая полемика спровоцировала появление целой индустрии докторских диссертаций и журнальных статей, которые помогли хорошо заработать когнитивистам из обоих лагерей.

Какие механизмы в ходе развития могут привести к латерализации, основанной на гендерных различиях? Как представляется, это может быть влиянием на развитие мозга и процессы в нем гормонов тестостерона, эстрогена и окситоцина. Искусственные инъекции тестостерона, как правило, приводят к мужеподобному поведению и наклонностям у женщин, в то время как эстроген приводит к противоположным изменениям у мужчин. Окситоцин, гормон, выделяемый в процессе родов у женщин, считается посредником так называемого "поведения матери-волчицы" — проявления высокой степени заботы внутри клана и высокой агрессии против тех, кто снаружи.

Спинной мозг — посредник между двумя нервными системами

Спинной мозг является важной частью центральной нервной системы. В частности, в спинном мозге находятся соединения между центральной нервной системой (например, двигательные нейроны первичной моторной коры) и периферической нервной системой (рецепторы кожи, мышц и сухожилий, идущие в спинной мозг, и *альфа*-мотонейроны, транслирующие команды из спинного мозга к конкретным мышцам). Сенсорные нейроны и аксоны (низших) альфа-мотонейронов образуют периферическую нервную систему, которая опосредует произвольное поведение и ощущения.

Спинной мозг выполняет также функции интеграции и координации, хотя примыкает к самому низкому уровню в иерархии управления. Он опосредует связь между сенсорными и моторными путями каждой конечности и координирует движения конечностей для локомоции.

ПОИСК ЦЕНТРАЛЬНЫХ ГЕНЕРАТОРОВ ПАТТЕРНА

Ряд первых неврологических экспериментов таких ученых, как сэр Чарльз Скотт Шеррингтон, продемонстрировал существование того, что называется *центральными генераторами паттерна* в спинном мозге четвероногих животных, например кошки. Центральный генератор паттерна представляет собой нейронную цепь, находящуюся только в спинном мозге, способную управлять чередованием левой и правой, передней и задней конечностей и соответствующим фазированием передних и задних конечностей, хотя эта цепь может управляться в ручном режиме или по-другому центральными механизмами.

Фазирование передних (задних) конечностей меняется при разных типах походки. Например, при нормальной ходьбе у четвероногих две передние конечности являются антифазами друг к другу, так же, как и две задние, а также передние и задние конечности с каждой стороны являются антифазами таким образом, что, когда передняя левая конечность возвращается, задняя левая конечность выступает вперед. Другие типы походки, например рысь, галоп или размеренный легкий галоп, имеют другие фазовые соотношения.

Перерезав сообщение между головным и спинным мозгом у экспериментальных животных и поместив их на беговую дорожку, Шеррингтон показал, что эти виды походки могут быть организованы одним спинным мозгом, без какого-то управления головным мозгом. Мозг, естественно, необходим при принятии решения, стоит ли ходить, нестись ли рысью, бежать ли галопом или вернуться к нормальным движениям.


ЗАПОМНИ!

Каждый сегмент спинного мозга содержит локальный модуль обработки для области тела, управляемой этим сегментом, а также соединения с другими сегментами и соединения, идущего от головного мозга и к нему (через продолговатый мозг на пути к неокортексу). Верхняя часть спинного мозга связана с мышцами и сенсорной информацией, идущей от шеи, тогда как нижние сегменты спинного мозга связаны с пальцами. Сегменты спинного мозга образуют 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 3 копчиковых позвонка. Они пронумерованы сверху вниз, так что в самом верху находится цервикальный спинальный сегмент C1, а в самом низу — крестцовый сегмент S5.

Спинномозговой рефлекс

Полное объединение скоординированных действий, опосредованное спинным мозгом, называется *спинномозговым рефлексом*; вы можете увидеть анатомию этого рефлекса на рис. 2.6. Удар по коленной чашечке вытягивает четырехглавую мышцу, как будто колено распрямилось. Рецепторы мышечного веретена в четырехглавой мышце проецируют в спинной мозг и через интернейроны активизируют альфа-мотонейроны, которые контактируют с мышцами для поддержания поднятого положения.



Альфа-мотонейроны являются нейронами, иннервирующими мышечные клетки, которые в свою очередь двигают конечности. Клеточные тела двигательных нейронов находятся в нижней части спинного мозга (в области живота). Аксоны, управляющие мышцами, выходят из спинного мозга через тракт, называемый *нижними корешками*.

На дорсальной стороне спинного мозга находятся аксоны сенсорных клеток, например рецепторов растяжения, которые входят через дорсальный корешок.

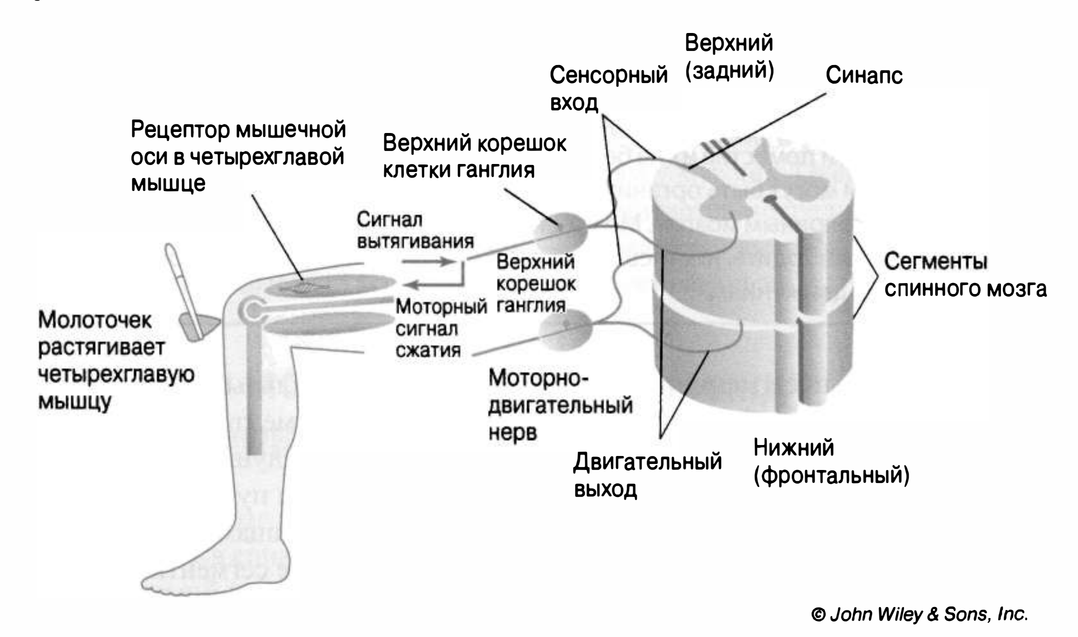


Рис. 2.6. Спинномозговой рефлекс

Когда врач ударяет чуть ниже коленной чашечки резиновым молотком, удар слегка вытягивает сухожилия, идущие от колена к стопе, которые растягивают



четырехглавую мышцу и веретено, что приводит к выпрямлению ноги в качестве компенсации. Этот тест проверяет целостность вашей периферической нервной системы (сенсорные и двигательные нервы, действующие через спинной мозг).

Что не показано на рис. 2.6? На нем не показаны отдельные пути, соединяющие сегмент позвоночника с другими сегментами и мозгом.

» **Исходное сообщение отправляется в мозг.** Сенсорный вход поступает в синапсы спинальных нейронов дорсального корешка, которые ретранслируют сенсорное сообщение на всем пути к мозгу (в соматосенсорную кору, находящуюся постериально к центральной борозде).

» **Командные сообщения спускаются вниз от мозга.** Кортикальные нейроны (верхние мотонейроны) из первичной моторной коры проходят весь путь вниз по спинному мозгу и делают синапсы на тех же альфа-мотонейронах, которые иннервируют мышцы, чтобы рефлекс растяжения позволил вам произвольно вытянуть ногу.

» **Сообщения происходят между сегментами.** Двигательные события, происходящие в одном сегменте, передают сообщения в другие сегменты для координации движений тела. Например, если вы стоите, когда ваша левая нога начала сгибаться в колене, ваша правая нога, вероятно, застынет в качестве компенсации, и, скорей всего, помимо этого вы поднимете вверх левую руку. Эти связи также участвуют в управлении походкой упоминаемого ранее центрального генератора паттернов.

Как двигаются ваши мышцы

Как работают мышцы? Мышцы представляют собой группы клеток, связанных друг с другом в длинные параллельные цепи, концы которых соединены с костями при помощи сухожилий. Мышечные клетки содержат цепочки белков, называемых *актин* и *миозин*. Когда эти белки стимулируются, они скользят друг над другом, вызывая сжатие клетки по всей ее длине.

Альфа-мотонейроны обеспечивают стимуляцию клетки, освобождая нейромедиатор мотонейрона ацетилхолин. Когда рецепторы в мышечных клетках получают ацетилхолин, это вызывает потенциал действия (электрический импульс, приводящий к мгновенному контакту), который вызывает скольжение актина и миозина (через повышение концентрации внутриклеточного кальция), что в свою очередь вызывает сокращение.

Бей или беги: вегетативная нервная система

В предыдущих разделах мы описали основные компоненты центральной нервной системы (головной и спинной мозг) и объяснили, как периферическая нервная система (моторные и сенсорные нервы) приводится в действие. Но что касается нервных систем, то в вашем теле их больше двух. Существует еще одна, не входящая в центральную нервную систему, которая, в отличие от периферической нервной системы, контролирует не произвольные сокращения мышц, а сокращение сердца, секрецию железы и органы с гладкой мускулатурой (контролируемые непроизвольно), например кишечник. Это вегетативная нервная система. Она имеет сенсорную, двигательную и стимулирующую железы составляющие.

Вегетативная нервная система состоит из симпатического и парасимпатического отделов, которые часто действуют противоположно друг другу. Симпатический отдел подготавливает тело к немедленным действиям (бей или беги), за исключением таких регуляторных функций организма, как пищеварение. Эти два разных отдела используют два разных типа нейромедиаторов — норэпинефрин (норадреналин) в симпатическом отделе и ацетилхолин в парасимпатическом отделе — которые, как правило, оказывают противоположное действие на целевые органы. Например, норадреналин ускоряет ритм сердца, в то время как ацетилхолин его замедляет.

Норадреналин также расширяет зрачки, бронхи, замедляет пищеварительные функции, тормозит сокращение мочевого пузыря и приток крови к половым органам. Многие из этих действий опосредуются продолговатым мозгом и надпочечником. Тем не менее повышенная стимуляция симпатического отдела из-за чрезмерного стресса тяжело сказывается на теле и, как правило, сопровождается болезнями сердца и другими, связанными со стрессом, хроническими заболеваниями. Поскольку социальные конфликты также воздействуют на симпатическую нервную систему, постоянный стресс, сопровождающий современную жизнь, может привести к симпатической перестимуляции и связанным с ней долговременным эффектам.

Как мы узнали то, что знаем о нейронной активности

Как мы узнали то, что знаем о работе мозга? При взгляде на мозг совсем не очевидно, что он — вместилище мыслей, сознания и контроля над телом. Некоторые известные ученые древности полагали, что задача мозга состоит в охлаждении тела через череп, тогда как *сердце* — это вместилище ума! Конечно,

с тех пор ученые проделали длинный путь. В следующих разделах представлены некоторые методы, которые использовались и продолжают использоваться для раскрытия тайн мозга и нервной системы.

Изучение проблем, вызванных травмами головного мозга

Возможно, первые намеки о функциях мозга появились в результате изучения дисфункций, связанных с травмами головы. В начале XX века научный подход к мозгу шагнул далеко вперед после применения *цитоархитектоники* (использования пятен для изучения клеток или выделенных структур в различных отделах головного мозга) и *отслеживания путей*, определяющих соединения между разными областями мозга с помощью изучения аксонных процессов клетки (я поясняю, что такое аксоны, в главе 3). Ранее отслеживание путей зачастую состояло в наблюдении за областями, связанными с областью поражения, где произошла вторичная дегенерация. Серебряные пятна, такие как пятно Гольджи, позволили исследователям очень подробно увидеть строение отдельных нервных клеток.

Использование методов визуализации мозга: ЭЭГ от возникновения до наших дней

В начале XX века при помощи электроэнцефалограммы (ЭЭГ) в области физиологии мозга было обнаружено, что он постоянно производит электрические колебания, которые могут быть записаны на поверхности черепа. Эти колебания меняются в зависимости от внешней стимуляции и происходящих в мозге паттернов активности разных мыслей. Однако ЭЭГ имеет несколько недостатков, что делает ее менее идеальной для тщательного изучения мозга.

- ЭЭГ усредняет активность больших участков, поэтому трудно локализовать источник записанной в мозге активности. Усреднение также, как правило, не учитывает многих сложностей активности мозга.
- Постоянная внутренняя активность головного мозга, как правило, выше и, как правило, подавляет малый кратковременный сигнал, вызываемый конкретным стимулом, например демонстрацией перед субъектом картинки, что делает ЭЭГ плохим методом для изучения влияния стимула на деятельность мозга.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

- Эта проблема была в какой-то степени решена с помощью многократного повторения стимула и записи каждого события так, чтобы после сотен попыток можно было суммировать реакции на стимулы и увеличить их силу. Такие записи, как правило, называют ВПР (*вызванный потенциал реагирования*). В зрительной системе их называют ЗВП (*зрительно вызванные потенциалы*).

В начале и середине XX века в экспериментах над животными стали использоваться микроэлектроды, чтобы обнаружить, как отдельные нейроны производят потенциалы действия. В зрительной системе, например, исследователь может проследить сигнал от электрической реакции фоторецептора на свет до зрительной коры головного мозга через сетчатку и таламус. Аналогичным образом в двигательной системе потенциалы действия мышц, спайки альфа-мотонейронов и сигналы моторной коры были записаны с помощью микроэлектродов. Однако, поскольку запись микроэлектродами является инвазивной (вы должны вставить микроэлектродные иголки рядом с нейронами для ее получения), она мало или совсем не применялась у людей.

После середины XX века стали повсеместно применяться новые методы визуализации, о которых мы расскажем в следующих разделах.

ПЭТ и ОФЭКТ

ПЭТ расшифровывается как *позитронно-эмиссионная томография*. В этом методе исследования слаборадиоактивные молекулы кислорода или сахара вводятся пациенту (или добровольцу) во время выполнения им определенного когнитивного задания. Наиболее активные нейроны благодаря высокому метаболизму вбирают в себя радиоактивное вещество, а местоположение радиоактивности в головном мозге устанавливается с помощью сложного сканера и умного программного обеспечения, обнаруживающего излучение позитронов.

Обычно сканирование происходит “в состоянии покоя” — перед выполнением когнитивного задания — и сравнивается затем с другим сканированием, сделанным во время выполнения задания. Таким образом, разница в этих двух сканах считается связанной с заданием. Метод ПЭТ имеет пространственное разрешение в миллиметрах, но, поскольку он использует только один снимок активности мозга, с его помощью нельзя рассмотреть меняющуюся со временем активность мозга.

Метод *ОФЭКТ* (*однофотонной эмиссионной компьютерной томографии*) подобен ПЭТ, но включает проглатывание радиоактивных эмиттеров, высвобождающих гамма-лучи, которые обнаруживаются сканером.

фМРТ

Метод *фМРТ* (*функциональной магнитно-резонансной томографии*) является производным от МРТ, применяемым для получения изображения структуры мозга с высоким разрешением. Визуализация фМРТ использует высокочастотные магнитные поля и радиочастоты для обнаружения переходов в спинах протонов (обычно молекул воды) в головном мозге, что ранее называлось *ядерным магнитным резонансом* (ЯМР).

Реконструированные изображения являются хорошо контрастными, с разрешением до миллиметра между областями мозга с высокой плотностью клеточных тел нейронов (серого вещества) и областями, состоящими в основном из путей волокон (белого вещества). При фМРТ кровоток или оксигенация/дезоксигенизация крови обнаруживаются в динамике, с временным разрешением в несколько секунд (аппараты будущего смогут делать это еще быстрее). Изменения в кровотоке и дезоксигенизации крови являются показателями метаболизма, который, как считается, отражает реальную активность нейронов.

Хотя пространственное разрешение при фМРТ на порядок хуже, чем при МРТ, измеряющейся тем же аппаратом, обычно первым выполняется структурное МРТ-сканирование, а затем на него накладывается функциональное фМРТ-сканирование, чтобы выявить области, отличающиеся активностью во время выполнения задания. Поскольку фМРТ не использует радиоактивные изотопы, она считается безопасной, и процедуры могут повторяться много раз в течение одной сессии для улучшения сигнала.

МЭГ

МЭГ (*магнитоэнцефалография*) основана на физике электрического и магнитного полей. Активные нейроны генерируют электрические токи, которые текут внутри нейронов и в окружающем межклеточном пространстве. ЭЭГ обнаруживает эти токи после того, как они рассеялись в межклеточном пространстве между электродами и мозгом, что ведет к плохому пространственному разрешению. Магнитные поля нейронов крайне малы, поэтому метод МЭГ требует сильно экранированной комнаты для записи и детекторов магнитного поля с экзотически низкой мощностью, называемых *SQUID* (*суперпроводящие квантовые интерференционные устройства*). Современные исследования используют много детекторов *SQUID* с целью получения развернутого изображения большой области мозга. МЭГ имеет почти такое же быстрое временное разрешение, как и ЭЭГ, и такое же пространственное разрешение, как фМРТ.

ДТТ

ДТТ (*диффузно-тензорная томография*) представляет собой вариант магнитно-резонансной томографии и иногда называется *диффузионной МРТ*. Она измеряет движение (диффузию) воды в мозге. Поскольку вода двигается наиболее легко вниз по цитоплазме длинных цилиндрических нейронных аксонов, ДТТ эффективно измеряет путь аксонов. Это важный клинический инструмент, потому что пути аксонов могут быть уничтожены в результате ударов или других расстройств мозга.

Оптическая томография

Оптическая томография является перспективным методом будущего, который включает в себя либо изменения в поглощении и рассеивании света нейронами из-за их электрической активности, либо использование репортерных (как правило, флуоресцентных) красителей, которые реагируют на изменения в концентрации некоторых ионов (например, кальция), поступающих в нейрон во время активности. Оптические методы широко используются в экспериментах с изолированной тканью, взятой у животных. В меньшей степени изменения в рассеивании или поглощении инфракрасного света были использованы в организме человека, например там, где существовал оптический доступ к таким тканям, как сетчатка или кора головного мозга во время операции. Также существуют методы использования инфракрасного излучения для получения оптической записи сквозь череп, подобной ЭЭГ.

Совсем недавно нейропсихологию взорвала *оптогенетика*, которая использует генетические модификации для производства нейронов, которые меняют цвет, когда активны или могут быть активированы или ингибированы при освещении. Возможность сделать трансгенных животных с оптогенетическими репортерами или стимуляторами, выраженными только в отдельных нейронах в той или иной области головного мозга, приведет к революции в исследовании мозга. Более подробно об этом в следующих главах.



Глава 3

Как работают нейроны

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Что такое нейроны и как они работают

» Сообщения между нейронами: роль нейромедиаторов

» Роль глиальных клеток

» Методы изучения активности нейронов

Все, что вы думаете, делаете и чем на самом деле *являетесь,* — результат активности около 100 миллиардов нейронов. Но что такое нейроны и как они делают возможной работу вашего мозга?

Нейроны являются специализированными клетками, которые обрабатывают информацию. Одни нейроны представляют собой рецепторы, которые преобразуют сенсорные стимулы в сообщения, перерабатываемые мозгом, в то время как другие стимулируют мышцы и железы. Большинство нейронов связаны с другими нейронами и обрабатывают информацию, которая позволяет организму — вам — вести себя сложным образом, основываясь на том, что ваше тело ощущает внутри себя и снаружи сейчас, ощущало в прошлом и ожидает ощущать в будущем. Эта глава объясняет, как работают нейроны и как мы узнали о принципах работы нашей нервной системы, а также описывает новые методы, расширяющие наши знания о работе мозга.

Нейроны: не просто другие клетки в организме

Прежде всего, нейроны — это клетки. Как и другие клетки, нейроны состоят из мешка цитоплазмы с мембраной, отделяющей эту цитоплазму от внешнего мира. Внутри цитоплазмы находятся органеллы, например митохондрии, которые обеспечивают клетку энергией, и такие структуры, как аппарат Гольджи и эндоплазматическая сеть, которые производят и распространяют белок. Ядро клетки содержит ДНК, которая кодирует уникальность как самого организма, так и клетки внутри организма.

Вот что отличает нейроны от других клеток (если вы не знакомы с общей структурой и компонентами клеток, то можете найти информацию в большинстве книг по основам биологии, например в *Биологии для чайников*, выпущенной издательством "Диалектика").

- Мембраны с ион-селективными каналами, которые могут открываться с помощью электрического заряда или путем связывания нейромедиаторов.
- Дендриты — разветвляющиеся отростки тела клетки, которые получают информацию от других нейронов.
- Аксоны, единичные отростки тела клетки, способные путешествовать на большие расстояния (до нескольких десятков сантиметров), чтобы связаться с другими нейронами.

На рис. 3.1 показаны основные части типичного нейрона. Есть явные структурные различия между нейронами и большинством других клеток. Если большинство не-нейронных клеток напоминает раздавленные сфероиды, нейроны обычно имеют "дендритное дерево" отростков (или процессов), тянущихся из тела клетки (*сома*), а также единственный отросток, называемый *аксоном*, который также выходит из тела клетки, но убегает на большое расстояние (иногда и до нескольких десятков сантиметров), прежде чем разветвиться. На рис. 3.1 не так заметно, что мембрана, окружающая тело клетки нейрона, аксон и дендриты, за счет многочисленных типов ионных каналов значительно отличается от мембран, покрывающих большинство других клеток.

Обмен информацией у нейронов: синаптические рецепторы

Для чего предназначены дендриты и аксоны? Давайте начнем с дендритов, или *дендритного дерева*.



СОВЕТ

Для чего служат ветви обычного дерева? Они являются структурами, дающими место листьям, которые служат для сбора солнечного света ради получения энергии и построения органических соединений, необходимых дереву. Дендритное дерево нейрона делает в некотором смысле то же самое. Это образование, которое дает место *синаптическим рецепторам,* собирающим информацию у других нейронов. И как дерево, у которого могут быть тысячи листьев, нейроны имеют тысячи таких рецепторов.

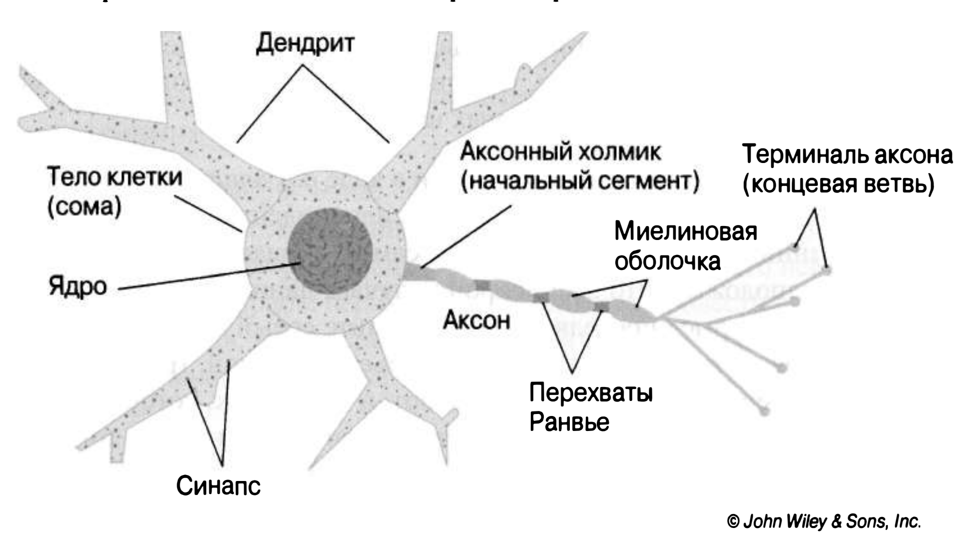


Рис. 3.1. Главные составные части нейрона

В то время как дендриты получают входы из других клеток, аксон посылает выход из клетки *к* другим клеткам. Аксон часто выглядит как еще один дендрит, за исключением того, что он, как правило, гораздо длиннее и способен забраться дальше от тела клетки, чем большинство дендритов.

Рецепторы: пре- и постсинаптические

Для чего нужны рецепторы, спросите вы? Конечно, не для солнечного света. Нейронные синаптические рецепторы получают информацию путем маленьких впрыскиваний нейромедиаторов, которые делают другие нейроны. Каждое маленькое впрыскивание нейромедиатора посылает *постсинаптическому рецептору* (рецептору на дендритном дереве принимающего нейрона) сообщение от *пресинаптической клетки* (той, которая делает впрыскивание).

Для принимающего нейрона это сродни тому, чтобы слушать одновременно голоса сотен брокеров на биржевой площадке. Одни брокеры впрыскивают счастливые сообщения о чем-то и делают постсинаптический нейрон



счастливым, или *возбужденным*, в то время как другие посылают сдержанные сообщения, делающие постсинаптический нейрон менее возбужденным, или подавленным. Миллисекунда за миллисекундой уровень возбуждения постсинаптического нейрона определяется тем, какие среди тысяч принятых им входов активны и насколько они активны.



Уровень активации (или возбуждения) нейрона зависит от того, кто с ним разговаривает, и от того, с кем он разговаривает. Например, если наш нейрон — биржевой брокер получает от других нейронов информацию о таких вещах, как электрические кабели, шахты в Чили и чеканка монет, то наш нейрон — биржевой маклер может отразить информацию о ценах на медь.



Эти связи становятся значимыми в ходе *обучения*. Обучение происходит тогда, когда опыт изменяет силу и идентичность взаимоотношений между нейронами и тем самым создает память. Например, предположим, что ваш нейрон получает данные от каких-то нейронов, которые определяют, что вы видите серый цвет; от других нейронов, которые определяют, что объект большой, третьих, которые определяют, что у него есть хобот, и четвертых, которые реагируют на образ бивней. Ваш постсинаптической нейрон тогда будет детектором слона. Постсинаптические цели этого нейрона могут получать другие нейронные сообщения: что уши у него большие, и что львы с жирафами также находятся неподалеку, в таком случае его активизация будет означать: “Мы в Африке, и это — африканский слон”.

Сигналы спайками другим нейронам

Когда постсинаптический нейрон возбужден, он выбрасывает электрические импульсы, называемые *спайками* или *потенциалами действия*, которые путешествуют от тела клетки вдоль аксона, пока не достигнут места, где заканчивается аксон и его разветвления, называемые также *терминалью аксона* (или *концевой ветвью*). Эта терминаль аксона находится рядом с другими постсинаптическими нейронами. Тысячи терминалей аксона являются тем местом, где ваш пресинаптической нейрон преобразует свой электрический потенциал действия во впрыскивание нейромедиатора, с помощью которого он передает сообщение другим нейронам. И, естественно, это происходит 100 миллиардов раз.



Место соединения *пресинаптического* аксона, впрыскивающего нейромедиатор, и *постсинаптического* дендрита, принимающего нейромедиатор, называется *синапсисом*, самым главным элементом обработки в нервной системе. Разрыв между пресинапсичесими и постсинаптическими нейронами называют *синаптической щелью.* Пресинаптический спайк вызывает впрыскивание нейромедиатора, распространяющегося через синаптическую щель из пресинаптического высвобождающего участка в рецепторы на постсинаптическом дендрите. Постсинаптический дендрит содержит рецепторы, связывающие нейромедиатор, который вызывает раскрытие или закрытие ионных каналов, чтобы произвести электрический заряд в постсинаптической клетке.



Многие нейроученые считают, что, если сравнивать мозг с цифровым компьютером, синапс выполняет роль транзистора. Поскольку у каждого нейрона около 10 тысяч синапсов, а всего нейронов около 100 миллиардов, парням из Intel придется провести при свечах много вечеров, чтобы сравнять свои центральные процессоры с вычислительной мощностью мозга.

Вход из внешней среды: специализированные рецепторы

Некоторые нейроны получают информацию не в виде впрыскивания нейромедиаторов, а в виде энергии из окружающей среды.

- Специализированные нейроны в глазу, называемые *фоторецепторами,* ловят фотоны света и преобразуют их в высвобождение нейромедиаторов.
- Клетки, называемые *слуховыми волосками*, сгибаются в ухе в ответ на звуковое давление во внутреннем ухе.
- *Соматосенсорные рецепторы* в коже реагируют на давление и боль.
- Обонятельные нейроны в носу реагируют на запахи. Представьте запахи внешнего мира как нейромедиаторы с различными обонятельными рецепторами, реагирующими на различные запахи.
- Вкусовые бугорочки на языке возбуждаются от молекул сладкого, кислого, горького и соленого.

Нервная система имеет также такие выходы, как моторная система. Мотонейроны выделяют свой нейромедиатор (ацетилхолин) в мышечные клетки, которые сокращаются, когда их рецепторы его получают. Управление

произвольными поперечно-полосатыми мышцами обычно происходит после того, как мозг уже спланировал бо́льшую часть движений, поэтому, как правило, вы не осознаете, что собираетесь делать и какие мышцы, в какой последовательности сокращаются, когда вы это делаете.

Ионотропные и метаботропные рецепторы

Так же, как прорастание зерна зависит от благодатной или скудной почвы, воздействие пресинаптически выделенного нейромедиатора на постсинаптической нейрон во многом зависит от *нейромедиаторных рецепторов* в постсинаптической клетке. Хотя рецепторы являются крайне дифференцированными для каждого нейромедиатора, каждый нейромедиатор имеет много разных типов рецепторов. Одни рецепторы действуют быстрее, чем другие, одни имеют более продолжительный, по сравнению с другими, срок действия, а некоторые имеют несколько участков связывания — один для особо быстрого нейромедиатора плюс несколько дополнительных, которые связывают и реагируют на один или несколько нейромодуляторов. Постсинаптические рецепторные каналы, которые активируются нейромедиаторами, выделенными пресинаптическими нейронами, обычно называются *лиганд-зависимыми ионными каналами.*

Принципиальное различие между типами рецепторов заключается в их строении. Изображение на рис. 3.2, слева показывает типичный нейромедиаторный рецептор, находящийся в клеточной мембране. Большинство нейромедиаторных рецепторов имеет участок связывания на внешней стороне мембраны, которая, когда нейромедиатор связан, вызывает сворачивание белка рецептора таким образом, что в рецепторном комплексе открываются поры, позволяющие конкретному иону пройти через клеточную мембрану, которая в противном случае остается непроницаемой. Таким образом, эти рецепторы называются *нейромедиаторно-зависимыми* (также *лиганд-зависимыми*). Тип рецептора с ионными порами, находящимися в той же рецепторной структуре, что и участок связывания, называется *ионотропным рецептором*. Большинство быстро возбудимых и быстро ингибируемых рецепторов принадлежат к этому типу.

Существует еще один, общий для всех нейромедиаторов, тип рецепторной структуры. В нем ионный канал пор находится не в том месте, где участок связывания нейромедиатора (см. изображение справа на рис. 3.2). В нем связывание нейромедиатора на внешней стороне мембраны заставляет часть белков канала на внутренней стороне мембраны изменить ее форму так, что она выделяет некоторые внутренние цитоплазматические нейронные модуляторы. Эти модуляторы функционируют как внутренние мессенджеры в самой клетке и часто включают в себя биохимические каскады, усиливающие их действия.



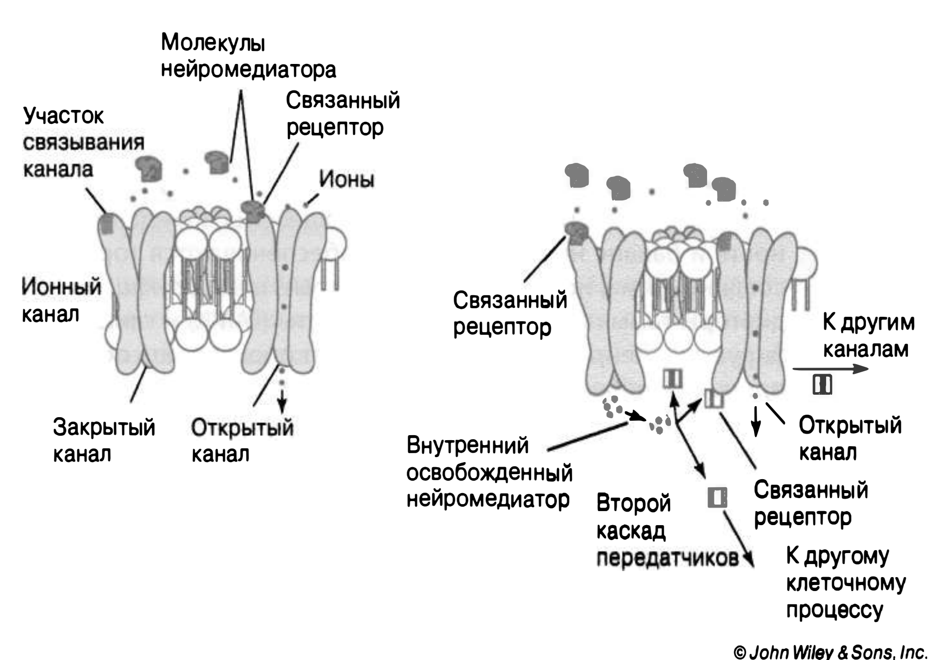


Рис. 3.2. Ионотропные и метаботропные типы нейромедиаторных рецепторов

Нейромедиатор, связывающийся с метаботропными рецепторами, может вызвать много разных эффектов — от одновременного открытия изнутри нескольких, находящихся рядом каналов пор, до изменения экспрессии в ядре ДНК. Такие виды эффектов, как правило, являются гораздо более медленными, но и более продолжительными, чем те, которые опосредуются ионотропными рецепторами. Рецепторы без собственных ионных каналов, которые вызывают эти косвенные эффекты, называются *метаботропными* рецепторами.

Три главных функциональных класса нейромедиаторов

Нейромедиаторный "сок", впрыскиваемый из пресинаптического нейрона в постсинаптический, состоит из молекул нейромедиаторов. Существует множество разных типов нейромедиаторов, отличающихся своими эффектами на постсинаптическую клетку и их продолжительностью. Нейромедиаторы делятся на три главных функциональных класса.

» **Быстрые, возбуждающие нейромедиаторы.** Наиболее важные медиаторы — это быстрые, возбуждающие медиаторы глутамата и ацетилхолина. Они передают сильное моментальное возбуждение от пресинаптической клетки в постсинаптическую. Большинство

дальних нейронных проекций в мозге производится аксонами, которые выделяют глутамат. Все произвольные сокращения мышц вызваны высвобождением ацетилхолина мотонейронами в мышечных клетках.

» **Быстрые, ингибирующие нейромедиаторы.** Поскольку большие взаимосвязанные системы, состоящие только из возбуждающих связей, как правило, нестабильны и подвержены *судорогам* (устойчивое неконтролируемое и повторяющееся возбуждение), слаженность и баланс нервной системы обеспечиваются тормозящими соединениями, использующими быстрые, *ингибирующие* нейромедиаторы гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) и глицины. Ингибирующие нейромедиаторы позволяют производить обработку по принципу "победитель получает все". Например, если большинство нейронов голосует за то, что вы видите слона, но двое из них, здесь и там, говорят: "Если у него четыре ноги, то это может быть и осёл", ингибирующие нейромедиаторы подавляют сообщение "Это может быть осёл".

» **Медленные нейромодуляторы как возбуждающего, так и ингибирующего типа.** Большинство быстрых нейромедиаторов являются аминокислотами (кроме ацетилхолина). Модуляторные нейромедиаторы включают биогенные амины, такие как дофамин и серотонин, а также небольшие белки, такие как *соматостатин*, *вещество P*, *энкефалины*, или органические химические вещества, называемые *катехоламинами*, например *эпинефрин и норэпинефрин*. Действие этих медиаторов похоже на действие гормонов, которые производят медленные, но долгосрочные изменения. Представьте их действие как налаживание "настроек" в головном мозге или формирование фона для того, что более быстрые нейромедиаторы собираются сделать за более короткий временной отрезок. Например, вы спокойно отдыхаете, переваривая хороший ужин (неплохая идея), когда вспышка грозовой молнии становится причиной выделения норадреналина — нейромедиатора "бей или беги". Его действие завершает работу пищеварения и других гомеостатических процессов путем учащения вашего пульса, повышения артериального давления и притока крови к мышцам для подготовки к быстрому перемещению в безопасное место.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Считается, что некоторые нейромедиаторы эволюционировали из гормонов. Обычно гормоны секретируются в кровоток, через который влияют на весь организм через восприимчивые к ним клетки. Выделяемые аксонами нейромедиаторы, по всей видимости, стали способом эволюционирования нервной системы, при котором одна

клетка может специально сообщаться только с несколькими другими клетками — что-то вроде шепнуть секрет нескольким лучшим друзьям, а не выкрикивать его на всю аудиторию.

Потрясающе! Нейроны — электрические сигнальные устройства

Самой главной функциональной характеристикой нейронов является уникальное использование ими электричества. Они применяют электричество и для секреции нейромедиаторов, и для обработки. И вот как происходит. Мембрана нейрона содержит особый вид ионного канала, который на самом деле является активным насосом для перекачивания ионов. *Ионы* представляют собой заряженные атомы, растворенные в жидкости внутри и снаружи клетки. Наиболее важными ионами являются хлориды солей натрия (NaCl), калия (KCl), кальция ($CaCl_2$) и магния ($MgCl_2$), которые при растворении распадаются на катионы Na+, K+, Ca++ и Mg++ и анионы Cl–. ***Примечание:*** *катион* — это положительный заряд (притягивается к отрицательному катоду); *анион* — это отрицательный заряд (притягивается к положительному аноду).

Жидкость вокруг клеток и наша кровь на самом деле имеют примерно тот же ионный состав, что и морская вода, т.е. в основном — Na+, гораздо меньше — K+ и еще меньше — Ca++ и Mg++, с главным анионом — Cl–. Тем не менее ионный насос нейронных мембран, называемый *натриево-калиевым насосом АТФазы*, активно перекачивает натрий из клетки, а калий — в клетку, по такой схеме: 3 Na+ — из клетки и 2 K+ — в клетку (рис. 3.3).

Эти насосы работают постоянно, создавая ситуацию, когда внутри клетки находится очень мало натрия и избыток калия. Однако, поскольку калия выходит не так много, как входит натрия, из-за дефицита положительных ионов *внутри клетки существует чистый отрицательный заряд*. Реальное напряжение, которое мы измеряем электродом, погруженным в клетку (сравнительно с ее наружной средой), определяется утечкой зарядов различных ионов. Ионы калия имеют гораздо бóльшую утечку заряда, чем ионы натрия, в результате чего потенциал мембраны составляет примерно 70 милливольт. Поскольку это напряжение измеряется по всей мембране нейрона (изнутри нейрона наружу), оно называется *мембранным потенциалом*.

Мембранный потенциал нейрона может быть изменен с помощью ионных каналов в его мембране. Это происходит там, где скопление ионов приводит к нарушению равновесия, потому что, когда рецепторы нейромедиаторов открывают каналы для определенных ионов, те устремляются через эти рецепторы,

чтобы устранить дисбаланс с помощью натриево-калиевого насоса. Поток ионов является *током*, который вызывает *напряжение* по обе стороны мембраны (мембранный потенциал), которое можно определенным образом изменить. Например, быстрые, возбуждающие нейромедиаторы глутамат и ацетилхолин связываются с рецепторами, которые позволяют ионам натрия пройти через каналы пор. Такое поступление положительных ионов способно локально уменьшить или даже изменить полярность отрицательного потенциала внутри клетки. Такое изменение полярности называется *деполяризацией*.

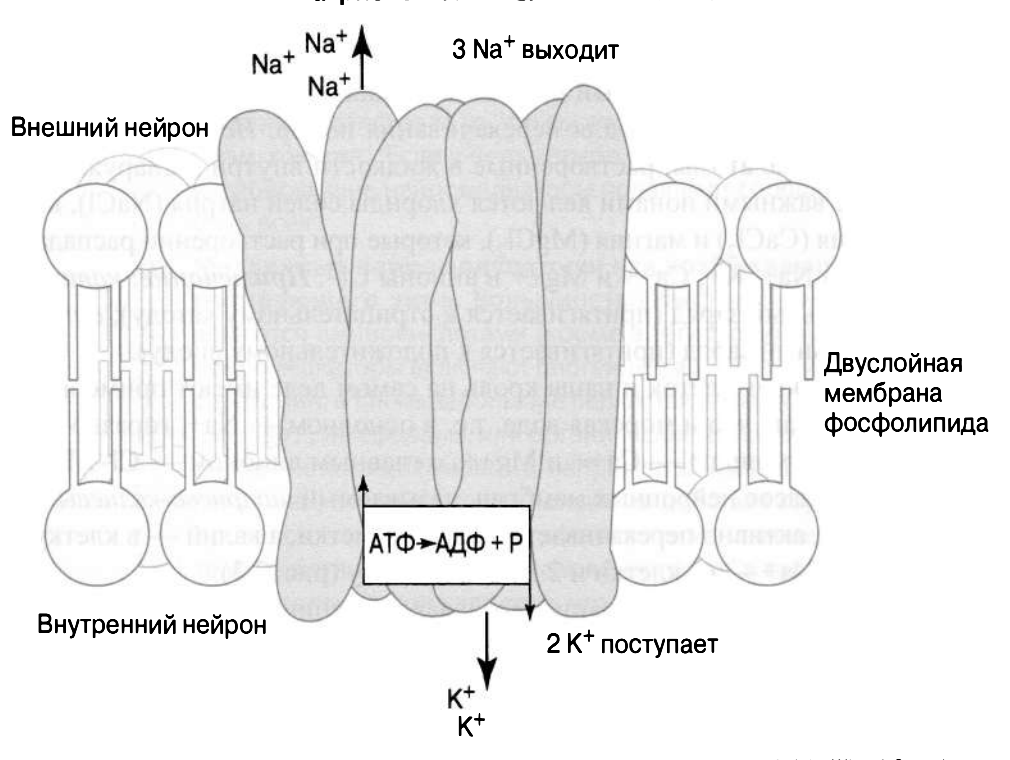


Рис. 3.3. Натриево-калиевый насос АТФазы в нейронной мембране

Ионотропные ингибирующие рецепторы являются теми рецепторами, которые связываются либо с ГАМК, либо с глицином, и открывают каналы для прохождения Cl– (метаботропные ГАМК-рецепторы открывают с помощью второго передатчика внутри клетки каналы для K+, который также ингибирует или гиперполяризирует клетку). Если Cl–, который является отрицательным, попадает в клетку, он может еще больше усилить ее отрицательный заряд, что называется *гиперполяризацией*. Когда ионные каналы открыты для K+, калий




реально выходит из клетки из-за его большей концентрации внутри, чем снаружи, и клетка также гиперполяризируется.

Теперь вы можете понять, почему каждый нейрон так сложно устроен. Примерно 10 тысяч возбуждающих и ингибирующих синапсов постоянно открываются и закрываются в ответ на всевозможные пресинаптические входы, которые ведут к постоянно меняющемуся общему потенциалу клеточной мембраны, представляющему собой сумму всей этой активности.

Спайк — потенциал действия

Вы можете рассматривать вычисления, проделываемые нейроном, как суммирование в теле клетки всех непрерывно меняющихся возбуждающих и ингибирующих входных сигналов, воздействующих на все дендритное дерево (некоторые данные могут поступать и из тела клетки). Эти сигналы производят общий мембранный потенциал на клеточном теле. Что нейрон делает с вычислениями, представленными в этом чистом мембранном потенциале? Как упоминалось ранее, нейроны сообщают о своих вычислениях другим нейронам, отправляя серии импульсов напряжения вниз по аксону. В этом разделе мы объясним, что такое импульсы напряжения и как они перемещаются по аксону.

Проблемы, связанные с перемещением из одного места в другое

В вашей первичной моторной коре есть нейроны, которые двигают мышцы ваших пальцев. Вы могли бы представить аксоны в виде проводков — мембранный потенциал, полученный от нейронных дендритов, суммируется в теле клетки мотонейронов и перемещается до конца аксона, как по проводу. Но эта идея не работает. Мембраны нейронов, в том числе аксонов, не являются полностью непроницаемыми для потока ионов из каналов, т.е. являются постоянно пропускающими. Кроме того, электрическое свойство мембраны нейрона, *емкость*, шунтирует (замедляет и гасит) на расстоянии быстро меняющиеся сигналы, которые аксоны должны переносить.

Усиление сигнала: потенциал-зависимые натриевые каналы

Для этой проблемы было найдено решение, подобное тому, которое использовалось при передаче сигнала трансатлантическими кабелями связи. В трансатлантических кабелях есть устройства, называемые *ретрансляторами*, которые размещаются по всей их длине через определенные интервалы, чтобы усиливать и очищать сигнал, искажающийся по мере удаления от берега или последнего ретранслятора. Нейроны с той же целью используют определенный тип ионного канала. Этот канал называется *потенциал-зависимым натриевым каналом*, и его действие является основой всех нейронных передач на дальние расстояния с помощью потенциалов действия, в просторечии называемых

спайками (потому что они представляют внезапное кратковременное изменение мембранного потенциала).

Потенциал-зависимый натриевый канал не открывается путем связывания нейромедиатора, как лиганд-зависимые каналы (о них мы говорили в разделе “Ионотропные и метаботропные рецепторы”). Напротив, этот канал открывается тогда, когда деполяризация мембраны, созданная другими каналами, переходит критический рубеж.

Вот как это работает. Самое большое количество этих каналов находится в начале ответвления аксона от тела клетки, в так называемом *начальном сегменте* (или *аксонном холмике*); см. рис. 3.1. Когда суммарное воздействие на клетку всех возбуждающих и ингибирующих синапсов достаточно ее деполяризует, потенциал-зависимые натриевые каналы в начальном сегменте (а часто и в теле клетки) открываются и позволяют еще большему числу Na+ проходить через мембрану в нейрон. Это действие еще больше деполяризует мембрану, и, таким образом, все потенциал-зависимые натриевые каналы в этом районе открываются. Эти каналы, как правило, остаются открытыми в течение приблизительно одной миллисекунды, а затем самостоятельно закрываются на несколько миллисекунд. Прекращению потенциала действия также почти всегда способствуют близлежащие потенциал-зависимые калиевые каналы, которые открываются и закрываются медленнее, чем потенциал-зависимые натриевые каналы. Эти замедляющие выпрямители (калиевые каналы) отвечают за последнюю часть рефрактерного периода спайка, в котором после предыдущего спайка труднее быстро вызвать потенциалы действия.

Импульс, созданный потенциал-зависимыми натриевыми каналами в начальном сегменте, является потенциалом действия (спайком). Потенциал, созданный этим спайком, спускается вниз по аксону на некоторое расстояние, но искажается из-за эффектов шунтирования, упоминаемых ранее. Тем не менее на небольшом расстоянии вниз по аксону находится другое скопление этих потенциал-зависимых натриевых каналов. Это расстояние является таким, что искаженный и ослабленный спайк все же выше порогового уровня для этих каналов, и поэтому они производят еще один полный спайк на этом новом месте. Этот спайк путешествует все дальше вниз по аксону, искажается, достигает еще одного кластера потенциал-зависимых каналов, получает еще один импульс, усиливается нужным образом, двигается вниз по аксону немного вперед, начинает деградировать… ну, вы уловили смысл.

Скачки от перехвата к перехвату

Многие аксоны между кластерами потенциал-зависимых натриевых каналов окружены оболочкой из глиальных клеточных процессов, обеспечивающих дополнительную изоляцию. Они называются *миелинизированными аксонами*.

Промежутки между миелиновыми муфтами, в которых повторяются спайки, называются *перехватами Ранвье* (см. рис. 3.1), а "скачки" потенциалов действия от одного перехвата к другому называются *сальтаторной проводимостью*. Миелинизированные аксоны имеют большую скорость проводимости, при которой спайки перемещаются на несколько сот метров в секунду. Многие более мелкие аксоны в нервной системе не являются миелинизированными и проводят потенциалы действия более медленно. Миелин защищает аксоны от повреждений (одним из проявлений болезни рассеянного склероза является деградация миелиновых покрытий аксонов, что приводит к более медленной, прерывающейся проводимости в них, а в результате и к полному ее прекращению).

Завершение цикла: от потенциала действия к выделению нейромедиатора

Последняя деталь, которую надо рассмотреть в картине нейронного сообщения — это путь от потенциала действия до высвобождения нейромедиатора. Это происходит, когда спайк достигает тысяч ответвлений аксонного терминала (рис. 3.4).

Вот как это происходит (посмотрите на рис. 3.4, чтобы представить эти этапы).

» **Этапы с 1 по 3: прибытие потенциала действия.** В терминале аксона находится другой тип потенциал-зависимого канала, однако этот канал позволяет не натрию, а кальцию (Са++) заходить внутрь. Спайк-индуцированное открытие этих потенциал-зависимых кальциевых каналов позволяет кальцию войти в терминаль аксона. В терминале аксона молекулы нейромедиатора упакованы в маленькие, заключенные в мембрану, *синаптические везикулы*, некоторые из них находятся всегда рядом с мембраной на пресинаптической стороне синапса.

» **Этап 4: связывание везикул с мембраной.** Когда поступает кальций, он вызывает слияние некоторых из этих везикул с мембраной клетки.

» **Этап 5: высвобождение нейромедиатора.** Когда везикулы сливаются с мембраной клетки, молекулы нейромедиатора сбрасываются в синаптическую щель.

» **Этап 6: связывание медиатора с рецепторами.** Молекулы нейромедиатора, которые были сброшены в щель, быстро (примерно через миллисекунду) просачиваются сквозь щель и связываются рецепторами в постсинаптической клетке.

Потенциал действия

Пресинаптическая терминаль аксона (концевой ветви)

Постсинаптический отросток дендрита

Ca++

Ca++

Ca++

1. Потенциал действия пепредается на терминаль аксона
2. Потенциал-зависимые каналы кальция открыты
3. Кальций поступает на терминаль аксона

Постсинаптический рецептор

Синаптическая щель

Нейромедиатор

4. Синаптические везикулы сливаются с пресинаптической мембраной
5. Молекула нейромедиатора сбрасывается в синаптическую щель
6. Молекулы нейромедиатора взаимодействуют и связываются с постсинаптическим рецептором

Рис. 3.4. Синаптическая передача пресинаптического потенциала действия постсинаптическому рецептору



Вот как в упрощенном виде нейроучены представляют себе работу этой цепочки: вокруг данного нейрона внеклеточная концентрация различных нейромедиаторов преобразуется в мембранный потенциал, который преобразуется в пропорциональный потенциал действия в аксоне, который преобразуется в скопление кальция в терминале аксона, который, наконец, преобразуется в скопление нейромедиаторов в синаптической щели рядом с постсинаптической клеткой.

Движение с помощью мотонейронов

Первоначально нейроны эволюционировали для координации мышечной активности. Большие многоклеточные животные только тогда могут эффективно перемещаться, когда все их мышцы двигаются скоординировано. Скоординированное движение мышц происходит, когда нейроны, встроенные в систему, получающую сенсорный вход, активируют последовательное сокращение конкретных мышц — именно это и делает нервно-мышечная система.

Нервно-мышечная система, как и ее выход, имеет терминали аксонов мотонейронов, которые делают синапсы с мышечными клетками в мышцах: на одну терминаль аксона — одна мышечная клетка (хотя один мотонейрон может иметь сотни терминалей аксонов). Это называется *нервно-мышечным* узлом. Терминаль аксона мотонейрона выделяет ацетилхолин в качестве медиатора (для получения более подробной информации о ацетилхолине обратитесь к разделу "Три главных функциональных класса нейромедиаторов"). Мышечные клетки содержат возбуждающий ионотропный рецептор ацетилхолин, который открывает натриевые каналы в мембранах мышечной клетки. Эти каналы также выводят небольшое количество калия (чтобы узнать больше о ионотропных рецепторах, вернитесь к разделу "Ионотропные и метаботропные рецепторы").

Каждый потенциал действия отдельной терминали аксона мотонейрона выделяет пакет ацетилхолина, который вызывает потенциал действия в мышечной клетке. Этот потенциал действия мышечной клетки имеет гораздо б*о*льшую временн*у*ю продолжительность, чем потенциал действия большинства нейронов, длящийся одну миллисекунду. Цель потенциала действия мышечной клетки — вызвать скольжение нитей актина и миозина друг над другом (при помощи кальция) внутри нее, тем самым вытягивая вместе концы клетки (сжимая их в продольном направлении).



СОВЕТ

Мышца представляет собой набор цепей таких мышечных клеток. Чем больше каждая мышечная клетка сжимается и чем больше мышечных клеток в цепи сжимаются, тем короче становится мышца. Чем больше цепей сжимаются, тем больше сила, которую прилагает мышца. Эти параметры контролируются некоторым количеством активированных мотонейронов и скоростью сигналов в этих нейронах.

Не-нейроны: глиальные клетки

Хотя цифра 100 миллиардов (количество нейронов в головном мозге) сильно впечатляет, примерно столько же, если не в десять раз больше, у нас нахо-

дится вспомогательных клеток, так называемых *глий*. Глиальные клетки делятся на три основные группы — астроциты, олигодендроциты и клетки Шванна с микроглиями — каждая из них выполняет свою функцию, о которой я расскажу в следующих разделах. Существует также тип клеток, называемый *сателлитные глиальные клетки*. Эти клетки прикрепляются к поверхности тел нервных клеток в различных ганглиях (концентрациях нервных клеток) в периферической нервной системе.

Астроциты

Астроцитами называются глиальные клетки, образующие бо́льшую часть структуры головного мозга, в которой находятся нейроны. Астроциты регулируют среду головного мозга и образуют гематоэнцефалический барьер. В основном капилляры кровеносной системы являются проницаемыми для многих веществ, таким образом кислород, глюкоза и аминокислоты переносятся кровью, тогда как углекислый газ и другие отходы уходят в другую сторону. В головном мозге астроциты образуют дополнительный барьер, который является гораздо более избирательным, создавая более тонко контролируемую среду для происходящих внутри сложных процессов. Астроциты достигают этого, выстилая снаружи кровеносные сосуды и позволяя веществам перемещаться между капиллярами и мозгом, контролируя сам процесс.

Тем не менее существует несколько минусов из-за относительной химической изоляции мозга, созданной астроцитами. Один из них — многие препараты, которые могут потенциально помочь лечению дисфункций мозга, не могут пройти через этот барьер астроцитов, поэтому лечение не может осуществляться путем введения этих препаратов в кровь. Другим недостатком изоляции мозга является то, что иммунная система человека с трудом сопротивляется раку мозга, так как клеточным антителам, находящимся в крови, также трудно получить доступ к опухоли мозга. Большинство методов лечения рака эффективно используют токсичные химические вещества и излучение, чтобы уничтожить подавляющее большинство делящихся раковых клеток, в надежде на то, что иммунная система сможет зачистить оставшиеся несколько процентов. Но так как зачистка антителами мозга мало эффективна, рак мозга, как правило, плохо поддается лечению.

Другим типом клеток с аналогичной функцией являются эпендимальные клетки. Эти глиальные клетки образуют барьер между внутренней поверхностью желудочков мозга, заполненных спинномозговой жидкостью, и центральным каналом спинного мозга.

Олигодендроциты и клетки Шванна

Вторая группа глиальных клеток называется *олигодендроцитами* и *клетками Шванна*. Функция обоих типов клеток состоит в том, чтобы создать миелиновую оболочку аксонов, о которой я рассказал в одном из предыдущих разделов — "Скачки от перехвата к перехвату", в связи с сальтаторной проводимостью, при которой в перехватах Ранвье с высокой потенциал-зависимостью натриевых каналов образуются "передатчики", позволяющие распространять спайки на большие расстояния. Олигодендроциты выполняют эту функцию в центральной нервной системе, в то время как клетки Шванна — в периферической нервной системе.

В настоящее время интенсивные исследования пытаются выяснить, почему периферические нервы регенерируют свои аксоны, а нейроны центральной нервной системы, как правило, нет. Например, вы можете порезать палец и настолько повредить нервы, что утратите все сенсорные и моторные функции на его кончике. Но подождите месяц или два, и вы увидите, что все функции полностью восстановились. Однако такое же повреждение спинного мозга может парализовать на всю жизнь. Считается, что некоторые различия в реакциях на повреждения между олигодендроцитами и клетками Шванна являются существенными для регенерации.

Клетки микроглии

Последняя группа глиальных клеток — микроглиальные клетки. Это клетки-мусорщики, которые мигрируют по мозгу и там, где какая-то область получила травму, удаляют (поедают) мусор. Это только один из аспектов многочисленных дел по ведению домашнего хозяйства, выполняемых глиальными клетками; они также поддерживают необходимое скопление ионов во внеклеточном пространстве, взаимодействие с кровеносными сосудами при черепно-мозговых травмах и обеспечивают структурные рамки, в которых растут нейроны во время своего развития.

Методы записи

Самые первые записи головного мозга — электроэнцефалограммы, или ЭЭГ, — использовали поверхностные электроды на голове, чтобы регистрировать существующие потенциалы на больших участках мозга. Большинство исследований функций отдельных нейронов (нейрофизиология) началось примерно в середине XX века вместе с изобретением и использованием микроэлектродов, которые смогли замерить активность отдельных нейронов, и

изобретением осциллографов, которые могли визуализировать события, продолжающиеся одну миллисекунду и менее. Как я покажу в следующих разделах, некоторый прогресс был достигнут в аппаратах, используемых для записи работы нейронов.

Единичный внеклеточный микроэлектрод

Внеклеточные микроэлектроды — очень тонкие игольчатые провода, электрически изолированные, за исключением самого окончания. Размер их окончания приближается к размеру клеточного тела одного нейрона (как правило, 20 мкм в диаметре, в зависимости от типа нейрона). Окончание вводится в нервную ткань, пока не оказывается рядом с отдельно взятой клеткой, так что обнаруживаемый микроэлектродом потенциал почти полностью является потенциалом действия, проходящим по ионным каналам, открывающимся в теле данной близлежащей клетки. Также эти электроды могут записывать потенциалы действия в близлежащих аксонах. Внеклеточные микроэлектроды используются и для стимуляции нейронов путем подачи через электрод импульсов тока и электрошока нейрона, чтобы искусственно вызвать сигнал.

Микроэлектродные решетки

Микроэлектродные решетки представляют собой кластеры из микроэлектродов, одновременно исследующих до сотни клеток. Некоторые из них были имплантированы в мозг парализованных людей, и когда, например, человек представлял, что делает какое-то движение, активируя в мозгу мотонейроны, обнаруженный прибором сигнал мог быть использован, чтобы обойти поврежденный спинной мозг и непосредственно активировать мышцы, посылая к ним электрические импульсы. Эти записи также были использованы для управления компьютерным курсором для коммуникации.

Острые внутриклеточные электроды

Записи внутриклеточных данных в нейронах млекопитающих впервые были сделаны с помощью острых внутриклеточных микроэлектродов, называемых также *стеклянными пипетками*. Они представляют собой стеклянные трубки, которые нагреваются в середине, а затем выдвигаются так, что наконечник опускается вниз и раскрывается изнутри. Диаметр наконечника трубки может составлять менее одного микрометра и все же оставаться полым! Эти стеклянные микроэлектроды достаточно малы, по сравнению с 20-микрометровым диаметром клетки, поэтому могут быть вставлены внутрь нее.

Внутриклеточные электроды, вставленные через мембрану в клетку, позволяют ученым исследовать ее электрическую активность со стороны

синаптических входов. Острые внутриклеточные электроды заполняются электропроводящим физиологическим раствором, чтобы создать электропроводимость между их открытым наконечником внутри клетки, электронным усилителем и дисплеем. Нить хлорида серебра внутри микропипетки соединяет внутреннюю часть клетки через солевой раствор в пипетке с электронным усилителем. Микропипетка получает более подробную информацию о том, что происходит внутри клетки, но, поскольку своим проникновением она неизбежно повреждает клетку, то не может быть имплантирована постоянно, как это могло бы быть в случае нейронных протезов, которые, к примеру, могли бы записывать команды моторной коры и искусственно управлять мышцами парализованных людей.

Электроды patch-clamp

Микроэлектроды patch-clamp (от англ. *patch* — участок, *clamp* — захват, фиксация) сделаны по типу стеклянных микроэлектродов, но, в отличие от них, не вставляются в клетки, а помещаются рядом с клеточной мембраной таким образом, чтобы стекло вступало в химическую реакцию, называемую *гигасиловой,* с клеточной мембраной.

При взаимодействии с участком (*patch*) мембраны электроды могут контролировать токи, проходящие через ионные каналы в гигасиловой зоне мембраны. Мембрана внутри гигасила разрушается отрицательным давлением, но по периметру отверстия пипетки гигасил остается неизменным, так что, как и в случае со стеклом внутриклеточного микроэлектрода, устанавливается электрическое соединение внутренней части клетки через солевой раствор в пипетке с записывающей аппаратурой.

Приборы оптической визуализации

Достижения оптической визуализации в конце XX века и развитие репортерных красителей привели к использованию методов оптической записи для мониторинга нейронной активности. Вот три основных метода оптической регистрации нейронной активности.

» **Мониторинг изменений ионной концентрации при помощи флуоресцентных красителей.** Эта методика использует флуоресцентные красители (красители, которые поглощают, а затем излучают свет), изменяющие свою флуоресценцию в ответ на присутствие таких ионов, как кальций, магний или натрий. Наиболее распространенные красители отслеживают концентрацию кальция, которая обычно является очень низкой внутри нейронов, но, как правило, возрастает, когда нейрон активен, из-за притока кальция через

катионные каналы, которые не являются полностью селективными для натрия, и через потенциал-зависимые кальциевые каналы, которые иногда бывают общими в дендритных ответвлениях нейронов и в терминале аксона. Это означает, что активность внутри нейронных дендритных ответвлений иногда можно непосредственно наблюдать оптически. Оптическая визуализация также позволяет ученым изучать активность различных клеток под микроскопом. Флуоресцентные белки теперь могут быть экспрессированы в конкретных нейронных клетках в конкретных частях мозга с помощью трансгенных методов изменения ДНК у экспериментальных животных.

» **Мониторинг мембранного потенциала с помощью флуоресцентных красителей.** *Потенциометрические красители* связываются с мембранами нейронных клеток и в качестве реакции на уровень деполяризации мембраны либо изменяют свой цвет, либо поглощают свет. Преимущество этих красителей состоит в том, что они напрямую считывают электрический потенциал в мембране, так что мембранные изменения можно наблюдать независимо от того, случается или нет открытие ионных каналов, которые пропускают кальций. С другой стороны, сигналы от этих красителей, как правило, на порядок слабее, чем у красителей индикатора кальция. Эти менее сильные сигналы труднее обнаружить.

» **Внутренние оптические изменения в возбужденной нервной ткани, например рассеивание света.** Внутренние оптические изменения в нервной ткани происходят тогда, когда клетки являются электрически активными. Происхождение этих изменений остается неясным на момент написания этой книги, но включает в себя изменения в рассеивании света из-за переходных процессов набухания клеток или перегруппировки структур органелл, связанных с электрической активацией. Одним из преимуществ внутренних оптических методов является то, что они не требуют никаких красителей и поэтому менее инвазивны. Внутренняя оптическая запись подобна электроэнцефалограмме (ЭЭГ), которую обычно осуществляют с помощью инфракрасного излучения.

2

Познаем внутренний и внешний мир с помощью органов чувств

В ЭТОЙ ЧАСТИ...

» Как работают тактильные ощущения, информируя нас о прикосновении и облегчая манипуляцию предметами при активном контакте

» Как работает зрительная система, занимающая почти половину мозга и осуществляющая параллельную обработку многочисленных проводящих путей

» Как работает наш слух — от механического восприятия звуков до их анализа в слуховой коре

» Как нейроны химических органов чувств — вкуса и обоняния — реагируют на отдельные, поглощаемые нами молекулы, позволяя ощущать запахи, вкусы и ароматы



Глава 4

Как мы ощущаем: осязание

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Получение сообщений от сенсорных нейронов

» Отправка сигналов в головной мозг

» Все о боли: ее причины, последствия и способы снижения

» Нарушения, связанные с органами осязания

Кожа — это граница между тем, где мы есть, и тем, где нас нет. По-научному осязание называется *соматосенсорной перцепцией*. Активация в нашей коже сенсорных рецепторов (ощущений) приводит к перцепции контактирующих с нами объектов, таких как прикосновение чьей-то руки или укус комара. Наша кожа не только чувствительна к разного рода прикосновениям (например, щекотке, надавливанию или поглаживанию), с ее помощью мы можем также воспринимать и другие виды ощущений, такие как температура и боль. Восприятие разных ощущений становится возможным, когда в коже активируются разные типы рецепторов.

Эта глава рассказывает о рецепторах, опосредующих тактильные ощущения, и процессах мозга, делающих возможным сенсорное восприятие. Также она рассказывает о разных нарушениях, связанных с соматосенсорным восприятием.

Как вы ощущаете? Подноготная кожи и ее сенсорных нейронов

Кожа — один из самых больших по своей площади в организме орган, который обладает рядом важных функций. Она образует защитный барьер между нами и остальным миром, сохраняя то, что внутри нас, и отделяя его от того, что снаружи, включая бактерии, грязь и паразитов. Кожа является относительно непроницаемой для воды, а также изолирует нас, сохраняя внутри тепло, когда снаружи холодно, или прохладу, когда температура снаружи выше температуры нашего тела.

Общие свойства кожи

Чтобы выполнять все эти функции, у кожи есть несколько слоев с разными свойствами.

Дерма и эпидермис

Наружный слой кожи называется *эпидермис* (*эпи* означает “над” или “выше”, а *дерма* означает “кожа”). На самом деле эпидермис представляет собой несколько слоев кожи, состоящих из остатков мертвых клеток, которые обеспечивают механическую защиту от внешнего окружения. Поскольку эти клетки мертвы и не имеют болевых рецепторов, то вы можете удалить слой или два из них, проведя слегка ногтем по своей коже, при этом не почувствовав (или почти не почувствовав) боли. В нижней части эпидермиса, где он стыкуется с дермой, клетки постоянно делятся, мигрируют наружу и умирают, чтобы заменить собой мертвые слои по мере их изнашивания.

Под эпидермисом находится *дерма*, живой слой кожи, где расположена основная масса соматосенсорных рецепторов.

Соматосенсорные рецепторы

На всей поверхности кожи находится множество тактильных, температурных и болевых рецепторов. Рецепторы кожи позволяют нам ощущать пассивные и активные тактильные ощущения.

- **Пассивные тактильные ощущения.** Пассивные тактильные ощущения возникают, когда что-то прикасается к нашей коже, и мы фиксируем факт прикосновения до того, как узнаём, что нас коснулось.
- **Активные тактильные ощущения.** Активные тактильные ощущения в основном достигаются с помощью кончиков наших пальцев и рук. Мы можем взять яйцо, яблоко или шишку в руку и, не глядя

на предмет, понять, что держим. Эти разные виды перцепции возникают, когда активируются разные типы рецепторов кожи, а мозг обрабатывает данную информацию и соотносит ее с памятью.

Тактильные ощущения, или *соматосенсорная перцепция*, большей части тела (ниже головы) передается через спинной мозг в таламус, а затем в полоску теменной доли, находящейся непосредственно постериально к центральной борозде, где находится "тактильная" карта тела. Эта область коры называется *соматосенсорной корой*.



Эпидермис содержит очень мало рецепторов. Основная масса соматосенсорных рецепторов находится в дерме. В следующих разделах описываются разные типы соматосенсорных рецепторов.

Тактильные ощущения: механорецепторы

В дерме находятся четыре вида сенсорных рецепторов, называемых *механорецепторами* (рис. 4.1). В следующих разделах описывается каждый из них.

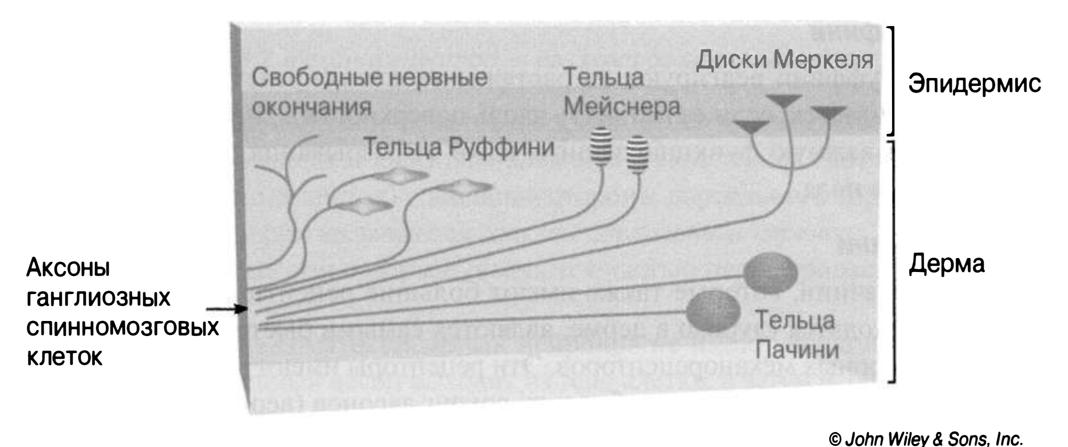


Рис. 4.1. Слои кожи и некоторые из ее рецепторов

Диски Меркеля

Диски Меркеля, как следует из их названия, представляют собой дискообразные рецепторы, расположенные близко к границе, отделяющей дерму от эпидермиса; иногда они достигают эпидермиса.

Диски Меркеля являются рецепторами механического давления, а это означает, что они активируются в областях, где, скажем, ваша кожа прижимается к стулу, на котором вы сидите. Если кто-то сидит у вас на коленях, будут включаться рецепторы в коже над мышцами ваших бедер.



Эти рецепторы реагируют на относительно постоянное механическое давление на маленькие участки кожи и дают вам представление о размере *силы,* прикладываемой к различным участкам вашей кожи.

Тельца Мейснера

Тельца Мейснера, как и диски Меркеля, реагируют на механическое давление, но в отличие от последних отвечают на более быстрые изменения в нем, как, например, при сдавливании с силой. Когда тельца Мейснера раздражаются, возникают ощущения, которые обычно называют *дрожанием.*

Как и диски Меркеля, тельца Мейснера имеют небольшие участки чувствительности, называемые *рецептивными полями.* Тактильное рецептивное поле — участок кожи, активирующий при механическом раздражении определенный соматосенсорный рецептор. Маленькие рецептивные поля, как правило, связаны с рецепторами поверхности (находящимися рядом с эпидермисом или в нем), тогда как большие рецептивные поля имеют рецепторы, находящиеся глубоко в дерме. Нажатие на любую точку кожи сжимает ее больше вглубь, чем вдоль поверхности.

Тельца Руффини

Тельца Руффини реагируют на растяжение кожи (представьте, что ваша кожа растягивается, если ее потянуть вдоль поверхности). Эти рецепторы, выполняющие важную функцию защиты кожи от разрывания, имеют большие рецептивные поля.

Тельца Пачини

Тельца Пачини, которые также имеют большие рецептивные поля и, как правило, находятся глубоко в дерме, являются самыми быстрыми по реакции из всех сенсорных механорецепторов. Эти рецепторы имеют миелиновую оболочку, похожую на глиальную оболочку вокруг аксонов (вернитесь к главе 3). Однако цель оболочки в тельцах Пачини состоит не в том, чтобы позволять потенциалам действия перепрыгивать от перехвата к перехвату, она помогает рецептору реагировать на быстрые изменения в давлении. С помощью телец Пачини вы можете воспринимать вибрации. Если провести кончиками пальцев по грубой поверхности, например по наждачной бумаге, то оценить уровень ее шероховатости можно благодаря тельцам Пачини.

Как работают механорецепторы

Соматосенсорные нейроны, окончания которых образуют механорецепторы, имеют необычную морфологию, или структуру. Эта морфология играет решающую роль в их функционировании.

Их морфологическая классификация называется *псевдоуниполярной*. Хотя это слегка громоздкое название не особо объясняет их функции, путь к пониманию некоторых аспектов работы этих рецепторов лежит через понимание их устройства. На рис. 4.2 изображен типичный механорецепторный нейрон.

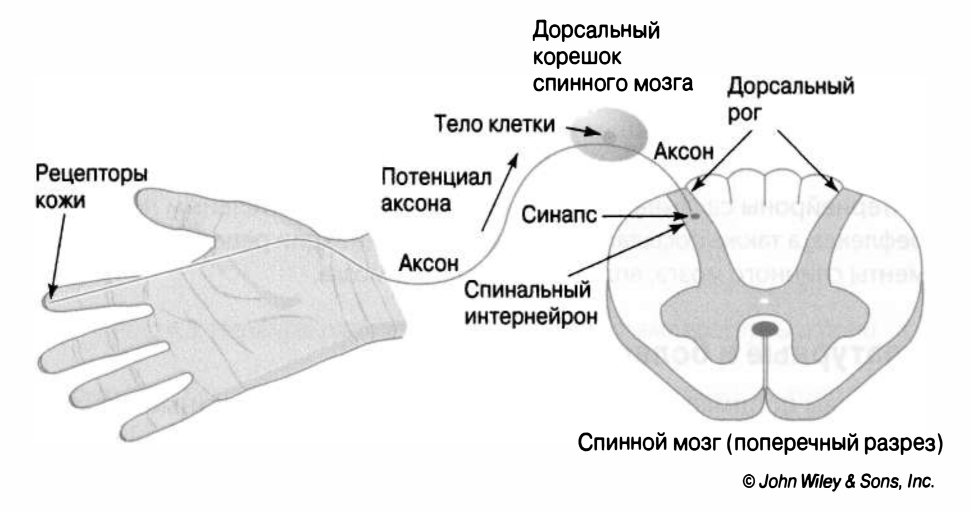


Рис. 4.2. Механорецептор — от кожи до спинного мозга

Клеточные тела нейронов соматосенсорных рецепторов большей части нашей кожи (ниже головы и шеи) расположены в скоплениях *ганглий* (концентрациях тел нервных клеток) с внешней стороны дорсального корешка позвоночника. Поэтому они называются *ганглии дорсального корешка*. Эти ганглии и нейроны, которые они содержат, являются частью периферической нервной системы.

Клеточные тела соматосенсорных нейронов не имеют дендритов. Вместо этого, их единственный аксон выходит из тела клетки, а затем через небольшое расстояние *разветвляется*, или разделяется, на две части.

Один конец аксона входит в дорсальный корешок спинного мозга и производит обычные синапсы на спинальных интернейронах, делая возможным рефлекс растяжения и передавая соматосенсорную информацию в другие сегменты позвоночника вверх по спинномозговому каналу к головному мозгу.

Но вот что интересно: другой конец аксона уходит от дорсального корешка ганглий в связке с другими аксонами и заканчивается в коже, где образует один из типов рецепторов, описанных в предыдущем разделе: диски Меркеля, тельца Мейснера, Руффини или Пачини. Механорецепторы непосредственно активируются, когда механическая сила раздражает окончание аксона одного из этих нейронов. Эта активация происходит через специальный ионный канал, который отвечает на растяжение мембраны (в типичном нейромедиаторном

рецепторе активация вызывается напряжением или связыванием лиганда). Вот что происходит с механорецепторами.

1. Растягивание вызывает потенциал действия, возникающий в окончании аксона, а затем двигающийся *по направлению к* телу клетки в ганглиях дорсального корешка (большинство аксонов проводят потенциалы действия *от* тела клетки).
2. Потенциал действия продолжается за точкой разделения аксона рядом с телом клетки, входит в спинной мозг, где достигает терминалей аксона и делает обычные синапсы на спинальных интернейронах.
3. Интернейроны связывают нейрон рецептора с двигательным нейроном для рефлекса, а также посылают сообщения об активации рецептора в другие сегменты спинного мозга, вплоть до головного мозга.

Температурные и болевые ощущения

Конечно, вы понимаете, что можете ощущать не только разные виды давления на свою кожу. Двумя другими тактильными ощущениями являются температура и боль. Эти рецепторы имеют сходное строение или на самом деле отсутствие строения. Все механорецепторы, которые мы рассмотрели в предыдущем разделе, состоят из терминаля аксона и рецепторов ионных каналов, организованных в некую структуру, например тельце, диск или миелиновое покрытие, которые дают рецептору возможность особым образом реагировать на разные частоты механических стимулов.

Температурные и болевые рецепторы выглядят как терминали аксона без какой-либо структуры рядом с ними (рис. 4.3). Как правило, они называются *свободными нервными окончаниями*. Свободные нервные окончания температурных рецепторов имеют ионные каналы, которые отвечают на определенную температуру, в то время как свободные нервные окончания болевых рецепторов вырабатывают потенциалы действия в ответ на приложение к коже чрезмерной силы или других потенциально вредных стимулов, ощущаемых как боль. Некоторые рецепторы — те, которые имеют так называемые каналы с *переходным рецепторным потенциалом* (ПРП) — реагируют на то и другое.

Разные температурные рецепторы лучше реагируют на разную температуру. Тепловые рецепторы лучше реагируют на температуру, превышающую температуру человеческого тела (36,6 градусов Цельсия), тогда как рецепторы холода лучше реагируют на температуру, которая ниже данной отметки. Вы можете оценить широкий температурный диапазон (прохладно, сыро, зябко, холодно, тепло, влажно, жарко и так далее) благодаря уникальному способу действия разных рецепторов, активированных каждой конкретной температурой.

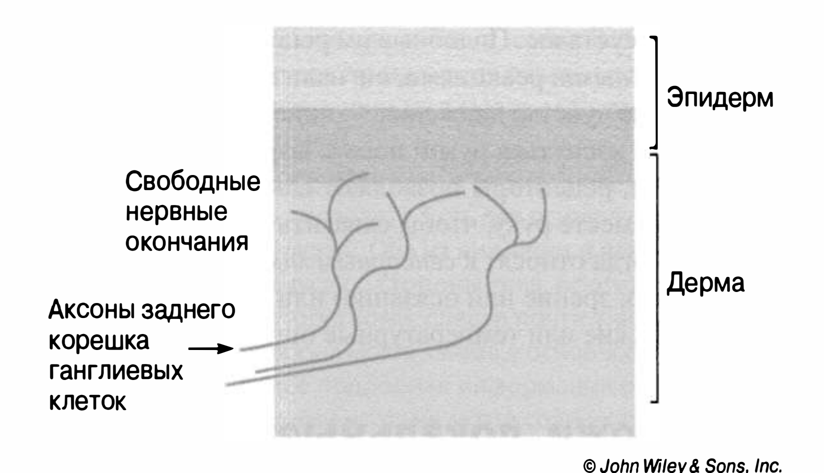


Рис. 4.3. Нервные окончания рецепторов температуры и боли

Однако экстремальные жара, холод и давление на кожу активируют рецепторы, которые интерпретируются как боль. Хотя различные типы болевых рецепторов приводятся в действие различными механизмами, их объединяет одно — чувство боли, сигнализирующее о надвигающемся повреждении кожи. Также существуют болевые рецепторы, которые реагируют на химические повреждения в результате действия кислот или щелочей, и те, которые реагируют на другие типы повреждений, например порезы. Более подробная информация о боли содержится в разделе “Комплексные аспекты боли”.

Болевые и температурные ощущения, как правило, переносятся аксонами малого калибра в спинномозговой канал, называемый *латеральный спиноталамический тракт.* Медиальный путь, называемый *лемнисковым,* пропускает через себя тонкую тактильную информацию с помощью аксонов большего калибра с большей скоростью прохождения.

Ощущения положения в пространстве и движения: проприоцепция и кинестезия

Рецепторы, опосредующие *проприоцепцию* (ощущение положения тела в пространстве) и кинестезию (ощущение движения), хотя и не находятся в коже, являются либо свободными нервными окончаниями, либо структурами, сходными с такими механорецепторами, как тельца Руффини (см. рис. 4.1), их клеточные тела тоже располагаются в ганглиях дорсального корешка (см. рис. 4.2).

Эти рецепторы встроены в мышцы, сухожилия и связки вокруг суставов. Рецепторы в мышцах и сухожилиях, которые имеют относительно устойчивые реакции, называются *проприоцепторами* и сигнализируют о мышечных

усилиях и положении суставов. Подобные им рецепторы, но с более кратковременными, или *переходными*, реакциями, сигнализируют о движении суставов, делая возможным наше чувство движения — кинестезию. Например, проприоцепторы позволят вам коснуться рукой носа с закрытыми глазами. А переходные, кинестетические, рецепторы позволяют вам быстро протянуть, а затем остановить в нужном месте руку, чтобы схватить брошенный мяч. Различные формы ощущений иногда относят к *сенсорным модальностям*, будь то в широком смысле (например, зрение или осязание) или в узком, внутри тактильных ощущений (механические или температурные ощущения).

Рецепторы кожи, локальные спинальные сети и проекции в головной мозг

Рецепторы кожи позволяют вам реагировать на предметы, которые соприкасаются с вашей кожей, и понимать, до чего вы дотронулись. Сообщения о прикосновении, температуре или боли эти рецепторы кодируют и передают другим нейронам в пределах того же сегмента спинного мозга, а также в близлежащие сегменты и в головной мозг, где происходит перцепция.

Выходы соматосенсорных рецепторов

Выходы большинства соматосенсорных рецепторов участвуют в по меньшей мере трех видах нейронных сетей.

» **Локальные рефлексы** — это рефлексы, которые, в первую очередь, связаны с сокращением одной мышцы, например сгибателя типа бицепса, которая сокращается, когда вы касаетесь чего-то горячего. Цепь их действия состоит из нейронов на кончике вашего пальца, которые содержат датчики высоких температур. Они связаны со спинальными интернейронами в области дорсального корешка спинного мозга (см. рис. 4.2). Эти интернейроны активируют двигательные нейроны в тех же спинальных сегментах, которые вызывают сокращение мышц, когда вы отдергиваете палец.

» **Скоординированное движение** включает связи рецептора через интернейроны с другими сегментами спинного мозга. Когда вы бросаете мяч, механорецепторы в коже руки работают вместе с проприоцептивными и кинестезическими рецепторами, связанными с мышцами в пальцах руки, кисти, предплечья и плеча. Даже мышцы ваших ног участвуют. Такая опорно-двигательная активность, как ходьба, также требует координации между сегментами спинного мозга, чтобы вы не попытались, например, переставить одну ногу

раньше другой и не упали бы на землю. Выход рецептора из любого сегмента спинного мозга может делать проекции вверх или вниз к другим сегментам спинного мозга для скоординированной активности многих мышц.

» **Сообщения от рецепторов кожи** также передаются в головной мозг, где вы их осознаете. Есть два основных пути — *лемнисковый* и *спиноталамический*. Оба из них ведут в вентральное постреиальное ядро таламуса со стороны тела, противоположной той, где находятся рецепторы кожи, следуя почти универсальному принципу, что правая сторона мозга занята в основном левой стороной тела, и наоборот (более подробная информация о взаимодействии между правыми и левыми частями мозга содержится в главе 2).

Локация ощущений: специализированные кортикальные сенсорные зоны

Рефлексы (как спинальный рефлекс, о котором вы можете прочитать во врезке "Толчок ногой вверх в кабинете врача") происходят в локальной цепи быстрее, чем вы их осознаете. Осознание вынуждено ожидать, пока сигнал достигнет головного мозга. В этом разделе рассматривается то, как сигналы идут из кожи к головному мозгу, в какую его часть они попадают и как активность мозга связана с вашим осознанием тактильных ощущений. В этом разделе я также даю подробную информацию о нейронной обработке в соматосенсорных путях (чтобы освежить информацию об устройстве и работе головного мозга, обратитесь к главе 2).

ТОЛЧОК НОГОЙ ВВЕРХ В КАБИНЕТЕ ВРАЧА

Спинномозговой рефлекс является наиболее простой единицей поведения, в которой ощущение вызывает действие. В ходе стандартного неврологического теста вы сидите, а врач маленьким треугольным резиновым молоточком слегка ударяет вашу ногу чуть ниже коленной чашечки. Этот удар вызывает растяжение сухожилия. Это растяжение моделирует то, что произошло бы, если вы стояли и ваши колени начали сгибаться. У вас есть автоматический механизм, посредством которого сигналы, выходящие из проприоцепторов в сухожилии, вызывают сокращение четырехглавой мышцы и вытягивают ваше колено. Когда вы сидите, это действие приводит к движению вверх. Таким образом, тест проверяет целостность всей цепи от сенсорного рецептора к мышечному сокращению, и всё находящееся в ней.

Соматосенсорная часть таламуса (вентральное постериальное ядро) проецирует в узкую полоску коры, находящуюся непосредственно постериально за центральной бороздой (так называемую *первичную соматосенсорную кору)*, что делает ее антериальной частью теменной доли (рис. 4.4).

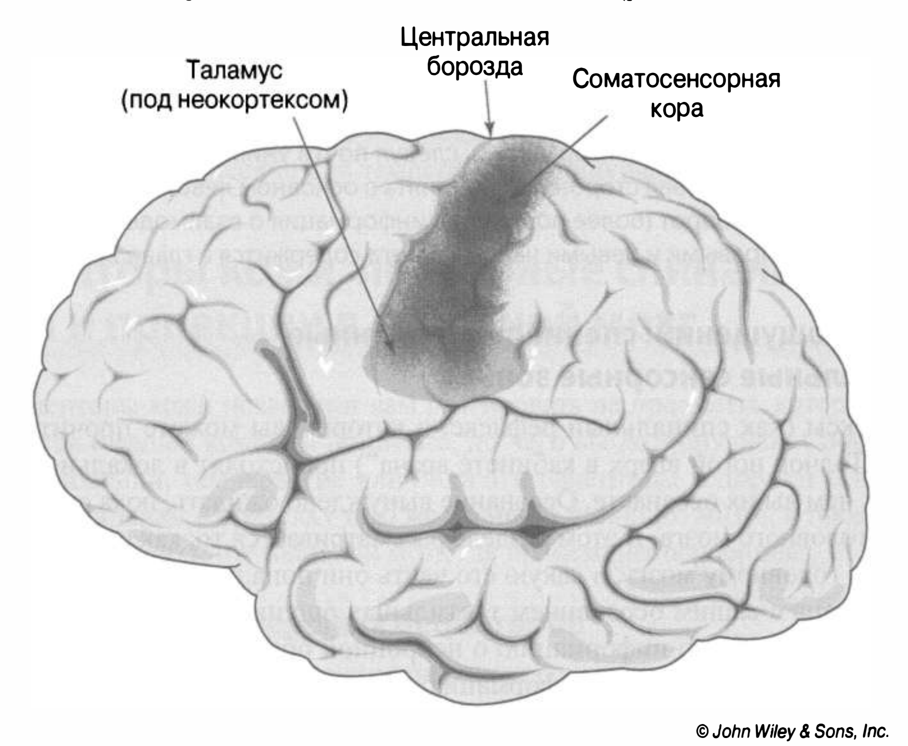


Рис. 4.4. Теменная доля: соматосенсорная принимающая область

Картирование рецепторов кожи в специальных областях мозга: кортикальные карты



Привязка рецепторов кожи к определенным областям неокортекса иллюстрирует один из наиболее основополагающих принципов организации мозга — *кортикальные карты*. Проекции из таламуса упорядочены таким образом, что рецепторы на прилегающих участках кожи проецируются на близлежащие кортикальные нейроны. На рис. 4.5 показано, как тактильные карты представлены в соматосенсорной коре.



Основная идея привязки определенных областей коры головного мозга к рецепторам на определенных участках кожи состоит в том, что активность данной области коры (вместе с другими частями мозга) необходима для перцепции тактильных ощущений.

Мы воспринимаем активность в этой небольшой области коры как тактильные ощущения не потому, что эта область имеет некоторые специальные, восприимчивые к коже нейроны, а потому, что она получает входы из кожи и имеет выходы, которые связаны с памятью о предыдущих тактильных и других сопутствующих ощущениях. Другими словами, перцепция, произведенная активностью этой и любой другой областью коры, является функцией того, откуда она получает нейронный вход и куда ведет ее выход.

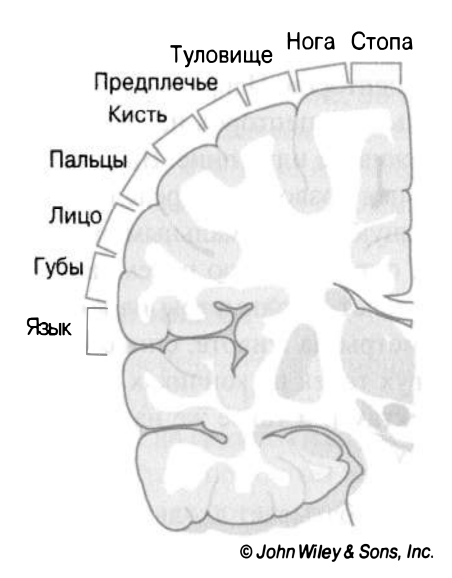


Рис. 4.5. Тактильная карта в соматосенсорной коре



Эту кортикальную тактильную карту называют *гомункулусом*, что означает "маленький человек". Однако площадь поверхности соматосенсорной коры, на которой находятся проекции рецепторов кожи, не является реальным изображением тела в миниатюре; она более похожа на ленту или полосу, как показали исследования канадского нейрохирурга Уайлдера Пенфилда. Из-за трудностей с изображением трехмерной поверхности на двумерном листе (представьте себе разницу между двумерными картами Земли и трехмерным глобусом) изображение искажается в зависимости от выбора "составителя карты" и упирается в то, что относительно важнее отобразить в крупных деталях.

Также обратите внимание на то, что такие участки тела, как руки и пальцы, на кортикальной карте расположены рядом с такими областями, как лицо,

которое на самом деле находится довольно далеко от них в теле. Некоторые исследователи считают, что фантомные ощущения конечности (включая боль), которые иногда возникают после ампутации, могут происходить потому, что некоторые нейронные проекции, идущие от лица, проникают в часть коры, ранее стимулируемую конечностью, и вызывают ощущения, которые будут восприниматься как находящиеся в конечности, даже если она утрачена.

Плотность рецепторов



ЗАПОМНИ!

Равные участки кожи не отображаются на карте равными участками коры, потому что области кожи очень отличаются друг от друга плотностью рецепторов. Например, кожа на кончиках пальцев имеет гораздо больше рецепторов на единицу поверхности, чем такая же область на животе или спине. Высокая плотность рецепторов на кончиках пальцев позволяет определить малейшую *разницу в двух точках*, являющуюся минимальным расстоянием между двумя точками на коже, определяемую путем нажатия. Это расстояние, например, составляет миллиметры на кончиках пальцев, губах и на лбу, но сантиметры на животе, спине и ногах. Необходимо тонкое различение двух точек на кончиках пальцев, чтобы точно манипулировать объектами, и такое же на коже лица, чтобы производить точную мимику.

Любая область коры обрабатывает входы от примерно одинакового числа рецепторов, поэтому участки кожи с высокой плотностью рецепторов, такие как кончики пальцев, получают пропорционально бо́льшие по объему кортикальные области сравнительно с участками кожи, обладающими низкой плотностью рецепторов. Вы можете посмотреть на рис. 4.5, чтобы увидеть, где плотность рецепторов кожи сравнительно высока или низка.

Проприоцептивные и кинестетические рецепторы в мышцах и суставах также проецируют в мозжечок через спиноцеребеллярный путь. Этот путь имеет важное значение для обучения и выполнения сложных двигательных операций, таких как бросание мяча.

Комплексные аспекты боли

Хотя боль, подобно другим тактильным ощущениям, обычно связана с тем, что происходит в конкретной части вашего тела и требует к себе внимания, она также имеет другие причины и последствия. Боль может вызывать продолжительные изменения в настроении и возникать по причинам, которые не

осознаются сами по себе и хорошо не локализуются, например депрессия, не связанная с какой-то физиологической причиной. Более того, в отличие от механорецепторов, хоть и с искажениями, но топографически отображенных на соматосенсорной карте в антериальной теменной коре (см. рис. 4.5), для боли не существует подобной карты. Даже если вы можете локализовать боль в какой-то части вашей кожи, перцепция боли оказывает более общий эффект на настроение, как и в случае, когда боль не может быть локализована. Болевые пути в центральную нервную систему являются диффузными, *мультимодальными* (имеют много причин) и часто влияют на общее настроение довольно длительное время.

Не только боль влияет на общее настроение, но и наоборот — настроение может влиять на ощущение боли. Психическое состояние и настрой человека могут привести к игнорированию или даже невосприятию им болевых ощущений; тревога усиливает боль, связанную с любым конкретным физическим раздражителем.

Уменьшение или игнорирование боли

Уже тысячелетия людям известно, что с помощью сознательных усилий можно уменьшить болевые ощущения. Вспомните солдат, не замечающих серьезных ранений, йогов, спящих на гвоздях, и случаи игнорирования боли под гипнозом. Было установлено, что с помощью лекарств также можно уменьшить конкретную боль, не вызывая потери сознания или других ощущений. Многие из этих явлений возникают из-за того, что болевая система в головном мозге использует специальный набор нейромедиаторов.

Нейромедиаторы, уменьшающие или блокирующие боль

Загадка, занимавшая ученых на протяжении длительного времени: почему вещество, полученное из мака (морфин), ослабляет боль? Большинство психотропных препаратов имитируют действие известных нейромедиаторов, но еще несколько десятилетий назад нейромедиатор, опосредующий общие эффекты боли, не был известен.

Все изменилось с открытием эндогенных опиоидов (опиоидов, которые могут производиться естественным образом в организме). Наиболее известными из этих морфиноподобных субстанций являются эндорфины (термин, который является сокращением от *эндогенных морфинов*). Самые распространенные ситуации, в которых производятся эндорфины, — роды и пробег последних километров марафона.

Подобные морфину и героину опиаты уменьшают чувство боли, потому что имитируют действие субстанций, вырабатываемых самим организмом, чтобы контролировать боль. Эти препараты связывают те же рецепторы и при низких



дозах производят подобные эффекты. Тем не менее, когда их вводят большими дозами, они производят эффект, противоположный боли, — "подъем" — и вызывают привыкание. Препарат налоксон является антагонистом опиоидов, и его часто дают наркоманам, чтобы отменить эффекты инъекций героина.

Существование эндорфинов также объясняет другую загадку управления болью — *эффект плацебо*. Эффект плацебо возникает, когда пациенту дают вещество, не имеющее блокирующих боль свойств, но, поскольку пациент считает, что ему дали настоящее болеутоляющее, то обнаруживает, что боль на самом деле снижается.

Хотя эффект плацебо является мощным и общераспространенным, медицинское сообщество стремится отвергнуть его как "психологический" факт, а значит, не опирающийся на какие-либо физиологические доказательства и не поддающийся количественному измерению. Тем не менее, оказывается, что препарат налоксон не только уменьшает эффекты опиоидов, например героина, но также уменьшает эффект плацебо. Это означает, что эффект плацебо — не только психологический факт, но имеет реальный физиологический компонент, который при участии когнитивной стимуляции в виде веры способствует производству в теле органических эндорфинов, которые объективно и измеримо уменьшают боль путем связывания рецепторов эндорфинов.

Использование отвлечения для облегчения боли: теория ворот

Еще одна загадка о болевых ощущениях состоит в том, что их часто можно понизить с помощью сознательного отвлечения. Есть много хорошо задокументированных случаев, когда люди выживали в тяжелых ситуациях, несмотря на тяжелое ранение и даже не осознавая его. Гипотеза, выдвинутая для объяснения этого эффекта, называется *теорией входных ворот Мельзака и Уолла*.

Согласно теории входных ворот сообщения от болевых рецепторов в коже в центральной нервной системе смешиваются с сообщениями от обычных механорецепторов. Нейронная сеть работает так, что, когда активируются только болевые рецепторы, они проходят через ворота в спинном мозге и достигают головного мозга. Однако, если в достаточной степени активируются и другие механорецепторы, пусть даже в других частях тела, они могут блокировать нейронные ворота и подавлять идущий в мозг болевой сигнал. Как выяснилось, даже когнитивная активность может быть достаточно отвлекающей, чтобы закрыть ворота для боли в высшие отделы спинного мозга и даже в головной мозг.

Свобода от боли и ненависть к ней: периферическая невропатия

В предыдущих разделах я рассказал о нескольких способах снижения чувства боли, включая выработку организмом внутренних эндорфинов. Это заставило многих людей задаться вопросом, зачем вообще нам чувство боли. Чувствовать боль, безусловно, болезненно. Не правда ли, мы могли стать лучше, если бы просто убрали боль?

Ответом на вопрос, станем ли мы лучше без чувства боли, будет твердое "нет". Мы знаем это, потому что подобные случаи происходили с некоторыми людьми. Одним из таких случаев является *периферическая невропатия*, в которой многие нейроны, в частности болевые рецепторы в периферической нервной системе, умирают или становятся неактивными из-за, например, сосудистых проблем, связанных с диабетом. К потере чувства боли в важных частях тела также могут привести некоторые инсульты или повреждения головного мозга.

Люди с периферической невропатией, как правило, травмируют себя, не осознавая этого. Они обжигаются во время приготовления пищи, ломают кости во время обычной физической активности и игнорируют бессимптомные повреждения кожи, пока не начнутся серьезные проблемы. Ощущение боли необходимо, чтобы предотвратить нанесение вреда своему организму. Потеря ощущений в конечности настолько парализует, что люди с сенсорной периферической невропатией отказываются пользоваться ею и фактически становятся обездвиженными, даже если на самом деле цепь мотонейронов не затронута.

Хроническая боль и различия в ее индивидуальном восприятии

Хотя боль является необходимой функцией тела для предотвращения его повреждения, в некоторых случаях сама по себе боль может парализовать. Хроническая боль возникает при таких заболевания, как рак, и в результате нормальная ее функция, заставляющая вас отдыхать, беречь себя или не использовать поврежденную часть тела до ее излечения, становится неуместной при болезни, когда разрушение происходит во всем организме и не может быть вылечено отдыхом. Боль может также возникнуть в результате психологических факторов или таких, которые не могут быть идентифицированы медициной и считаются психологическими. Примеры включают в себя некоторые виды хронической боли и депрессию.

Как по причинам, обнаруженным медициной, так и считающимся психологическими (или когнитивными), боль появляется, чтобы активировать область головного мозга под названием *передняя поясная кора*. Передняя поясная

кора — это антериальная часть области промежуточной коры, находящейся непосредственно над мозолистым телом (см. главу 2 для информации о разных областях головного мозга и главу 12 для информации о развитии и работе промежуточной коры).


ЗАПОМНИ!

Передняя поясная кора, похоже, является управляющим центром коры высшего порядка. Как правило, она активируется болью, ожиданием боли и неудачей в поиске цели. Ее функция, как представляется, состоит в выборе между разными стратегиями как реакция на опыт. На элементарном уровне — если вы обожжетесь о горячую горелку плиты, то в следующий раз, находясь возле плиты, вы наверняка будете осторожнее. На более высоком уровне — если вы получите выговор на работе за любовную переписку по электронной почте, то в следующий раз будете опасаться повторять это.

Существуют значительные индивидуальные различия в переносимости боли, как и в переносимости разных ситуаций конкретным человеком. Как говорят, мужчины менее, чем женщины, терпимы к хронической боли, хотя лучше переносят острую боль. В целом толерантность к боли увеличивается с возрастом, согласно таким тестам толерантности, как измерение общего времени, в течение которого человек может стоять, погрузив руку в воду со льдом. Неясно, на чем основано увеличение толерантности с возрастом — на психологических или физиологических факторах. Спортивные тренировки и сильная мотивация при достижении какой-то цели могут значительно уменьшить парализующие болевые эффекты.

Предположения о том, что разные культурные или этнические группы имеют разные болевые пороги (другими словами, что существуют физиологические различия между представителями разных культур в отношении к переносимости боли), почти всегда связаны с тем, что люди сообщают о стимуле как болезненном или непереносимо болезненном, а не о восприятии боли самой по себе. Культуры, которые в целом поощряют выражение эмоций, как правило, ассоциируются с более низкой болевой толерантностью.



Глава 5

Взгляд на зрение

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- **Функция глаза и его частей в зрении**
- **Зрительные центры в головном мозге**
- **Как мы видим цвет, глубину и форму**
- **Причины дефектов зрения и секреты оптических иллюзий**

Как мы видим? Большинство людей думают, что, когда они смотрят на вещи, свет отражается от них и попадает в глаз, который посылает подобное фотоснимку изображение того, на что смотрят, в мозг. Однако сама сетчатка представляет собой продолжение мозга и уже меняет полученное изображение, подобное фотоснимку, а далее это же делает остальной мозг.

Мы видим тогда, когда фоторецепторы сетчатки захватывают фотоны, а сетчатка с мозгом выполняют сложный анализ этой информации. Визуальный вход, достигающий сознания, обрабатывается в параллельных путях с помощью сетчатки, таламуса и затылочной доли коры. Примерно 15 других визуальных путей обрабатывают визуальный вход бессознательно, чтобы производить такие операции, как управление диаметром зрачка или циркадными ритмами. Специальные классы нервных клеток в сетчатке чувствуют разные аспекты зрительного образа, например присутствие цвета, движение объекта или локацию краев. Эти нейроны действуют как маленькие агенты, "выкрикивающие" сведения об этих особенностях, так что вы можете распознавать предметы и определять их расстояние до вас.

В этой главе мы рассмотрим клеточные агенты, участвующие в зрении. На нижних ступенях зрительной системы эти агенты очень просты и реагируют на такие свойства, как цвет и интенсивность. Далее в зрительной системе эти

агенты становятся более сложными и очень придирчивыми, некоторые из них реагируют только на определенные лица. Это их история. А после того как вы познакомитесь со всеми этими нейронными сетями визуальной обработки, представьте себе, что слепые люди все же могут видеть.

Быстрый щелчок затвора: глаз как фотокамера

Возможно, вы слышали, что глаз похож на фотокамеру. Как показано на рис. 5.1, их сравнивают потому, что глаз развил ткани, работающие, как оптические элементы в фотокамере, а именно: хрусталик, работающий, как объектив фотоаппарата, и открывающийся для поступления света зрачок, который работает, как диафрагма.

Когда свет попадает в глаз, роговица, представляющая собой прозрачный наружный слой глаза, делает начальную его фокусировку, затем хрусталик продолжает его фокусировать, а зрачок, расположенный между роговицей и хрусталиком, открывается и закрывается, чтобы впускать больше или меньше света, как диафрагма камеры. Изображение, сформированное роговицей, хрусталиком и зрачком, проецируется на *сетчатку*, внутреннюю нейронную облицовку глаза. Сетчатка является тем местом, где происходит реальный процесс зрения. В следующем разделе мы расскажем, что происходит с этим изображением, когда оно попадает на сетчатку.

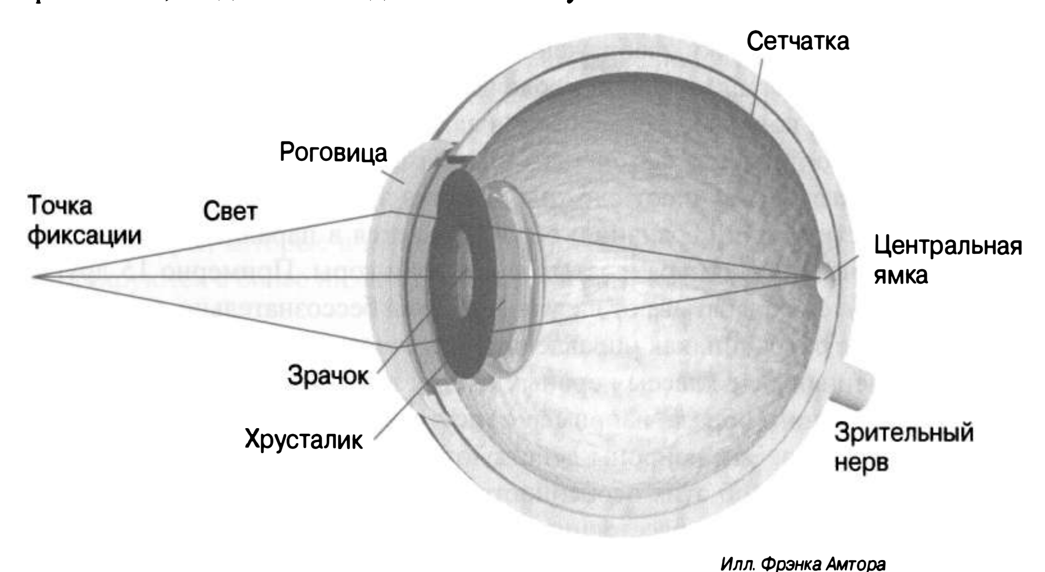


Рис. 5.1. Свет попадает в глаз





Если вы думаете, что хрусталик глаза работает, как объектив фотокамеры, это не совсем так. Роговица, которая находится на линии взаимодействия воздуха и ткани, делает около 70% фокусировки. Хрусталик глаза, будучи немного более плотным, чем окружающие ткани, делает оставшиеся 30%. Хрусталик меняет свою форму для регулировки фокуса на ближние и дальние объекты, этот процесс называется *аккомодация*.

Сетчатка: преобразование фотонов в электрические сигналы

Наименьшие единицы света называются *фотонами*. Ударяясь о сетчатку, фотоны поглощаются *фоторецепторами*, специализированными нейронными клетками сетчатки, преобразующими свет в электрический ток, который модулирует высвобождение нейромедиатора (глутамат). Весь этот процесс — от фотонов до электрического тока и высвобождения нейромедиатора — называется *фототрансдукцией*.

Существует два основных типа фоторецепторов.

- **Палочки**, которые работают при очень тусклом свете, чтобы вы могли видеть ночью.
- **Колбочки**, функционирующие только при ярком дневном свете. У человека три разных вида колбочек, позволяющих воспринимать цвета.

В ночное время, когда ваши палочки поглощают достаточное количество фотонов, чтобы генерировать сигналы, у вас нет цветового зрения, потому что сигнал от палочки не содержит никакой информации о длине волны поглощенных фотонов. Однако в течение дня у вас активны три разных вида колбочек (красные, зеленые и синие). Каждая отдельная колбочка тоже не передает сигнал о длине волны, но мозг может вывести длину волны из соотношения активности разных колбочек. Например, при очень синем свете синие колбочки относительно более активны, чем зеленые и красные.



Поскольку у вас есть три вида колбочек, моделирование цветов на экранах телевизоров и компьютеров требует, чтобы у них были три разных светодиода: красный, зеленый и синий. Если бы у вас, как и у многих других животных, были только две колбочки, дисплею экрана хватило бы и двух светодиодов. Аналогичным образом, если бы люди, как некоторые рыбы, имели четыре колбочки, телевизор с трехцветным светодиодом не мог бы точно имитировать цвет, как принтер с одним цветом картриджа не может имитировать все цвета.



Ловля фотонов: свет и фототрансдукция

Когда фоторецептор поглощает фотон света, происходит каскад событий, которые приводят к передаче сообщения другим нейронам в сетчатке.

1. **Происходит химическая реакция.**

   Молекулы родопсина (в палочках; подобные им молекулы существуют и в колбочках), которые поглощают фотоны, вначале имеют ломаную конфигурацию, которая называется *11-цис-ретиналь*. Когда эта молекула поглощает фотон света, молекулярная связь в середине 11-цис-ретиналя переходит от ломаной к прямой конфигурации, превращая ее в то, что называется *полностью-транс-ретиналью*.



   Полностью-транс-ретиналь представляет собой *стереоизомер* 11-цис-ретиналя, это означает, что он имеет тот же химический состав, но другую структуру.

2. **Полностью-транс-ретиналь понижает концентрацию циклического ГМФ — цГМФ (циклического гуанозинмонофосфат).**

   цГМФ является межклеточным мессенджером внутри фоторецептора, который удерживает открытыми деполяризирующие ионные каналы в клеточной мембране.

   Эти деполяризующие ионные каналы похожи на каналы метаботропных рецепторов (см. главу 3), за исключением того, что они приводятся в действие поглощением света, а не связыванием нейромедиатора с рецептором. Когда свет уменьшает внутреннюю концентрацию цГМФ в фоторецепторе, это уменьшает количество таких каналов, которые открываются с помощью мессенджера второго каскада, или *гиперполяризирующего* рецептора.



   У всех *позвоночных* животных (как и у людей), фоторецепторы гиперполяризируются на свету похожими механизмами с использованием похожей фотохимии. Отдельные непозвоночные, например ракушки и кальмары, имеют фоторецепторы, использующие другую фотохимию для деполяризации светом.

3. **Гиперполяризация фоторецептора приводит к образованию структуры в его основании, называемой *ножкой*, с целью меньшего высвобождения нейромедиатора фоторецептора *глутамата*.**

   Ножка фоторецептора очень похожа на обычный терминаль аксона, за исключением того, что вместо индивидуальных потенциалов действия, выделяющих шарики нейромедиатора, поглощение света постоянно модулирует высвобождение нейромедиатора.

4. **Модулирование высвобождения глутамата приводит в действие другие клетки в сетчатке.**

   Выходы фоторецепторов управляют двумя основными типами клеток, называемых *биполярными* и *горизонтальными* клетками. Эти клетки обсуждаются в следующем разделе.

Фоторецепторы не посылают изображение мира непосредственно в мозг. Вместо этого они сообщаются с другими нейронами сетчатки, которые извлекают конкретную информацию об изображении, чтобы отправить ее в высшие мозговые центры. В следующих разделах мы рассмотрим, как происходит передача сообщения.

Передача сообщения в мозг

Почему глаза не посылают просто электрический сигнал от всех палочек и колбочек фоторецепторов непосредственно в мозг? Основная причина заключается в том, что существует более 100 миллионов палочек и колбочек, но только миллион линий передач аксонов, открытых для связи с мозгом (вернитесь к главе 3 за дополнительной информацией об аксонах). Более того, эти линии передачи работают, отправляя по аксону в секунду всего несколько потенциалов действия, ограничивая и дальше информацию, которую можно передавать по каждой линии.

Сетчатка справляется с этими ограничениями пропускной способности несколькими интересными способами, о которых мы расскажем в следующих разделах.

Наиболее распространенное заблуждение о сетчатке состоит в том, что она посылает своего рода сырое изображение в мозг. В действительности сетчатка обрабатывает изображение и передает информацию, взятую из изображения, по меньшей мере в 15 различных областях мозга, с помощью как минимум 20 параллельных путей.

Больше всего фоторецепторов находится в центре глаза

Сетчатка содержит бо́льшую часть фоторецепторов и других своих клеток в центре глаза (называемом *центральная ямка*; см. рис. 5.1), а не на периферии. Вы замечаете то, что происходит на периферии вашего зрения, но, чтобы четко определить, что именно, вам нужно прямо посмотреть на объект, поместив изображение в центральную ямку, обладающую высоким разрешением.

Модуляция реакций вокруг уровня освещения

Сетчатка использует *адаптацию*, при которой фоторецепторы всегда быстро реагируют на изменение уровня освещения, но затем успокаиваются и уменьшают свои выходящие сигналы через несколько секунд. Адаптация

экономит энергию и спайки, когда клетки не должны постоянно сообщать мозгу: "Да, уровень освещения остается таким же, как и несколько секунд назад". Фоторецепторы меняют свою динамику так, что высвобождение ими основного нейромедиатора модулирует их реакции на уровень текущего освещения. Этот тип временной адаптации происходит в фоторецепторах и других нейронах сетчатки.

Минимизация информации, передаваемой на расстояние

Адаптация в сетчатке (и головном мозге) происходит и другим образом, с помощью нейронной сети взаимодействия. Этот тип адаптации минимизирует информацию, передаваемую на расстояние. Процесс под названием *латеральное торможение* уменьшает объем информации, передаваемой в мозг, потому что фоторецепторы и другие нейроны сетчатки сообщают о разнице между освещением в том месте, где они находятся, и в окружающих областях, а не абсолютный уровень получаемого ими света. В следующих разделах объясняется работа нейронной сети в сетчатке, которая делает возможным латеральное торможение.

Обработка сигналов фоторецепторов: горизонтальные и биполярные клетки

Вслед за временной адаптацией, латеральное торможение представляет собой еще один способ, которым ваша нервная система ограничивает объем информации, передаваемой из сетчатки в мозг. В латеральном торможении фоторецепторы передают информацию не об абсолютном полученном уровне света; вместо этого они сообщают разницу между полученным светом и светом вокруг. В этом разделе мы объясняем работу нейронной сети, которая делает возможным латеральное торможение.

Фоторецепторы связывают два класса нейронных клеток сетчатки: горизонтальные и биполярные (рис. 5.2). Горизонтальные клетки опосредуют латеральное торможение, а биполярные клетки проводят сигнал фоторецептора, который был изменен горизонтальными клетками, на следующий слой сетчатки, который затем проецирует его в мозг. В следующих разделах объясняется, как проходит этот процесс.

Этап 1: сокращение лишних сигналов (горизонтальные клетки и латеральное торможение)

Предположим, что вы смотрите на неподвижный знак. Вам не нужно, чтобы все клетки, отвечающие на разные части знака, сообщали с высокой точностью, что именно этот оттенок красного присутствует во всем знаке. Сетчатка может избежать отправки лишней пространственной информации, потому что

латеральное торможение использует горизонтальные клетки, чтобы позволить фоторецепторам сообщить разницу между светом, который они получают, и окружающим светом.

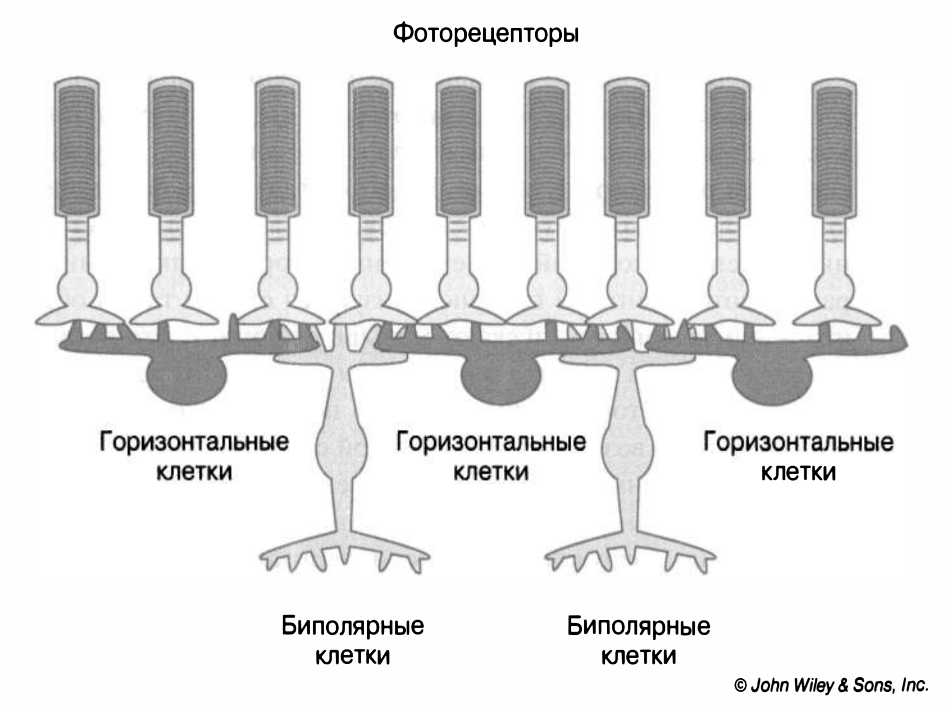


Рис. 5.2. Фоторецепторы, связанные с биполярными и горизонтальными клетками

Вот как это работает: горизонтальные клетки получают возбуждение от окружающих фоторецепторов и вычитают процент этого возбуждения из выхода центрального фоторецептора. Это действие позволяет каждому фоторецептору сообщить разницу между интенсивностью света и цветом, который он получает, и средней интенсивностью и цветом рядом. Тогда фоторецептор может сообщить о небольших различиях в интенсивности или цвете в близлежащих областях. Эти высокоточные сигналы поступают в следующие, биполярные клетки.

Этап 2: биполярные клетки и обрабатывающие слои под ними

Сигналы от фоторецепторов, которые были изменены с помощью горизонтальных клеток, направляются в *биполярные клетки* (см. рис. 5.2). Затем биполярные клетки несут эти сигналы к следующему обрабатывающему слою сетчатки. Биполярные клетки бывают двух разновидностей.



» **Деполяризующие биполярные клетки,** которые возбуждаются светлыми участками изображения.

» **Гиперполяризирующие биполярные клетки**, которые возбуждаются темными областями.



Как деполяризующие и гиперполяризирующие биполярные клетки противоположным образом реагируют на свет? Оба типа биполярных клеток получают глутамат из фоторецепторов, но у каждого есть свой рецептор глутамата. Рецептор глутамата на деполяризующих биполярных клетках — это невероятно быстрый метаботропный рецептор, который является ингибитором. Как упоминалось ранее, фоторецепторы гиперполяризуются светом таким образом, что при освещении выпускают меньше глутамата. Это понижение уровня глутамата является понижением торможения деполяризации биполярных клеток (другими словами, понижение торможения равно повышению возбуждения). С другой стороны, гиперполяризированные биполярные клетки содержат рецепторы глутамата, которые реагируют обычным образом, т.е. снижение глутамата приводит к уменьшению возбуждения. Гиперполяризационные биполярные клетки возбуждаются в темноте и ингибируются при свете.

Как уже упоминалось, перед отправкой в мозг биполярные клетки несут сигнал дальше, следующему обрабатывающему слою сетчатки. В этом втором, синаптическом, слое сетчатки биполярные клетки связываются (делают синапсы) с двумя видами постсинаптических клеток.

» **Ганглиозные клетки сетчатки.** Эти клетки сетчатки отправляют окончательный выход из сетчатки в мозг.

» **Амакриновые клетки.** Эти клетки опосредуют латеральные взаимодействия подобно тому, как горизонтальные клетки делают это с фоторецепторами (см. предыдущий раздел).

Более подробно я опишу оба этих типа клеток в следующем разделе (оставайтесь со мной в следующем разделе — мы почти дошли до мозга!).

Передача и оформление сообщения: ганглиозные и амакриновые клетки

Визуальный образ, который ловят фоторецепторы и модифицируют горизонтальные и биполярные клетки, получает еще одна группа нейронов сетчатки — *ганглиозные клетки*, которые осуществляют еще один набор латеральных взаимодействий, опосредуемый амакриновыми клетками.



Ганглиозные клетки являются выходом сетчатки. Представьте их как транспортное депо: полученная из глаз информация, наконец, села в поезд и готова к отправке в мозг. Пункт назначения? Ганглиозные клетки посылают свои аксоны в по меньшей мере 15 принимающих сигналы сетчатки областей мозга. Почему так много принимающих зон и какой именно вид информации каждая из них сообщает мозгу? Это объясняет следующий раздел.

Преобразование аналогового сигнала в цифровой для передачи на расстояние

Как я объяснил в предыдущих разделах, соединения внутри сетчатки происходят между клетками, находящимися друг от друга на расстоянии намного меньше одного миллиметра. Но сообщениям, идущим из вашего глаза в мозг, приходится преодолевать много сантиметров. Расстояние в несколько сантиметров может показаться вам не таким и большим, но если вы клетка, это — марафон! Путешествие на такое расстояние нуждается в аксонах, которые проводят потенциалы действия с помощью клеток ганглия, преобразующих свой аналоговый вход биполярных клеток в цифровой импульсный код для передачи в мозг (см. в главе 3 обсуждение потенциалов действия).

Деление ганглиозных клеток на типы и классы

Деполяризующие биполярные клетки, которые возбуждаются светом, связаны с соответствующими ганглиозными клетками, называемыми *on-центральными*. Гиперполяризирующие биполярные клетки, которые ингибируются светом (но возбуждаются темнотой), соединены с соответствующими ганглиозными клетками, называемыми *off-центральными* ганглиозными клетками.

Кроме выполнения других функций, амакриновые клетки модулируют сигналы, идущие от биполярных к ганглиозным клеткам таким же образом, как горизонтальные клетки преобразуют сигналы от фоторецепторов перед отправкой их биполярным клеткам. Другими словами, амакриновые клетки проводят ингибирующие сигналы от окружающих биполярных клеток таким образом, чтобы клетка ганглий реагировала на разницу между светом в своей области и в прилегающих областях, а не на абсолютный уровень освещения (как закодировано во входах биполярных клеток). Это действие уменьшает количество избыточной информации, которая должна быть передана ограниченным количеством ганглиозных клеток по линиям передач аксонов.

Несмотря на сходство между функциями амакриновых и горизонтальных клеток, амакриновые клетки имеют больше видов и являются более сложными, чем горизонтальные клетки. В результате одни и те же входы биполярных



клеток создают различные классы ганглиозных клеток. Два наиболее важных класса ганглиозных клеток таковы.

- **Парвоцеллюлярные (маленькие клетки),** чувствительные к цвету и мелким деталям.
- **Магноцеллюлярные (большие клетки),** чувствительные к движению и низкой контрастности.

Парвоцеллюлярные ганглиозные клетки, безусловно, являются наиболее многочисленными ганглиозными клетками в сетчатке. Оба класса этих ганглиозных клеток имеют on-центральные и off-центральные вариации.

Другие типы амакриновых клеток производят классы ганглиозных клеток, которые реагируют только на особые черты визуальных входов и проецируют в особые области мозга. Например, некоторые ганглиозные клетки реагируют только на движение в определенном направлении и помогают вам отслеживать движущиеся объекты или сохранять равновесие. Другие клетки ганглия чувствительны только к определенным цветам, помогая вам отличать спелые плоды от неспелых или красный сигнал светофора от зеленого. А третьи определяют наличие краев в изображении.



Ганглиозные клетки посылают "наверх" отчет о конкретных особенностях визуального мира, таким образом, сетчатка не должна слать в мозг миллисекунда за миллисекундой огромное количество "пикселей" информации.

От глаз к зрительным центрам в головном мозге

В предыдущем разделе мы рассмотрели, как сетчатка преобразует свет в импульсы ганглиозных клеток, которые сигнализируют о различных характеристиках зрительного образа. Эти импульсы, называемые *потенциалами действия*, могут путешествовать на сантиметровые расстояния к мозгу по аксонам ганглиевых клеток. В этом разделе я, наконец, подошел к главному (серому) веществу и расскажу, куда в мозг поступают эти импульсы и что происходит после того, как они туда попали.

Пункт назначения: таламус

Основной выход сетчатки в область мозга называется *таламус* (общее описание таламуса ищите в главе 2). Зрительная область под таламусом называется *дорсальное латеральное коленчатое тело* (дЛКТ). Парвоцеллюлярные

и магноцеллюлярные классы ганглиозных клеток (вернитесь к предыдущему разделу “Деление ганглиозных клеток на типы и классы”) проецируются в дЛКТ.

На рис. 5.3 показано, как пучок аксонов выходит из каждого глаза и как два этих пучка соединяются несколькими сантиметрами ниже. Эти пучки аксонов называют *зрительными нервами* (понятие *нерв* является общим понятием для пучков аксонов). Точка соединения, где зрительные нервы впервые встречаются, называется *оптической хиазмой*, что означает “оптический перекрест”.

Рис. 5.3. Таламус и неокортекс

Перекрест на другую сторону: сортировка изображений влево и вправо

Очень интересная вещь происходит в оптической хиазме. Некоторые из аксонов ганглиозных клеток каждого из глаз пересекаются в хиазме и идут в противоположную половину мозга, а некоторые — нет. Вы можете задаться вопросом, какие из них куда идут и почему.

Внимательно посмотрите на правый глаз, изображенный на рис. 5.3. Часть прилегающей к носу правой сетчатки (так называемая *носовая* сетчатка) получает образы из мира по правую сторону (правое зрительное поле), в то время как часть удаленной от носа правой сетчатки (так называемая *височная* сетчатка) получает вход из левой стороны окружающего мира. Правое зрительное поле в левом глазу падает на его височную сетчатку. В оптической хиазме аксоны сами сортируются таким образом, что информация, полученная из правого зрительного поля, посылается в левую половину мозга, в то время как правая половина мозга получает входы из левой стороны зрительного поля (вы уже, должно быть, запомнили, что левая часть мозга имеет дело с правой стороной).

Эта сортировка влево–вправо происходит потому, что аксоны ганглиозных клеток из носовой сетчатки (которая видит изображение мира на той же стороне, что и глаз) пересекаются в оптической хиазме и идут в противоположную сторону мозга, тогда как аксоны ганглиозных клеток височной сетчатки не пересекаются.

Таким образом, после оптической хиазмы зрительные нервы имеют аксоны, которые отличаются от аксонов нервов, идущих в хиазму; также они имеют другое название — *зрительные тракты*. Левый зрительный тракт имеет аксоны из обоих глаз, которые видят правое зрительное поле, а правый зрительный тракт имеет аксоны из обоих глаз, которые видят левое зрительное поле. Это означает, что существуют клетки в коре, которые приводятся в движение теми же локациями в зрительных полях обоих глаз, кроме того, левая зрительная кора имеет дело с правым зрительным полем и наоборот.

Визуальный сигнал в таламусе

Что происходит с визуальным сигналом в таламусе? Двадцать лет назад большинство ученых с трудом могли ответить на этот вопрос, потому что в таламусе аксоны ганглиозных клеток делают *синапсы* с клетками, с которыми имеют очень сходные свойства реакций на входы клеток ганглий. Каждая таламическая клетка-ретранслятор получает входы от одной или нескольких похожих ганглиозных клеток, а затем проецирует их в зрительную кору; по этой причине нейроны дЛКТ часто называют *релейными клетками*. Например, некоторые слои дЛКТ получают входы только от парвоцеллюлярных ганглиозных клеток, и в этих же слоях on-центральные парвоцеллюлярные ганглиозные

клетки приводят в движение on-центральные парвоцеллюлярные релейные клетки. Аналогичным образом off-центральные парвоцеллюлярные ганглиозные клетки приводят в движение off-центральные парвоцеллюлярные релейные клетки. Соответствующая ситуация происходит и с on- и off-центральными магноцеллюлярными релейными клетками в других слоях дЛКТ.

Почему ганглиозные клетки делают эту релейную остановку? Просто потому, что аксоны ганглиозных клеток не могут расти достаточно далеко вперед? Такое объяснение кажется маловероятным, потому что все млекопитающие имеют это зрительное реле в таламусе, несмотря на большие различия в размерах мозга (принимая в расчет расстояния в мозгу у слона и мыши). Наиболее вероятным представляется объяснение, согласно которому, несмотря на то, что реакции релейных клеток таламуса очень сходны с реакциями входов парвоцеллюлярных или магноцеллюлярных ганглиозных клеток, другие входы в дЛКТ из других частей мозга выполняют пропускные функции, связанные с вниманием (*пропускная функция* — это модуляция силы реакции нейрона на любой конкретный стимул, основанная на контексте важности данного стимула).

Как внимание использует пропускную функцию в таламусе? Представьте себе, что вы встречаетесь с кем-то, кого вы никогда не видели раньше, и вам сказали, этот человек одет в красный свитер. Когда вы рассматриваете толпу, то в первую очередь, обращаете внимание на людей, одетых в красное. Эта задача выполняется во многих местах вашей зрительной системы, включая ваш таламус, потому что клетки, реагирующие на красные предметы в вашем таламусе, имеют свои реакции, усиленные вниманием. Если вы получили текстовое сообщение, что тот, кого вы ждете, снял красный свитер, потому что погода слишком жаркая, и одет в зеленую рубашку, вы можете переключить свое внимание на зеленый цвет, усилив выходы клеток, реагирующих на зеленое.

В свою очередь таламические релейные клетки отправляют свои аксоны в зрительную зону неокортекса, находящуюся в задней части головы, называемую *затылочной долей* (вернитесь к главе 2). Этот волокнистый путь аксонов называются *зрительной лучистостью* из-за вида аксонов, “разбегающихся” из пучка. Я расскажу о кортикальной обработке в последующих разделах, начиная с раздела “От таламуса к затылочной доле”.

Другие направления

Некоторые ганглиозные клетки проецируют в другие зоны-реципиенты сетчатки, кроме таламуса. Эти зоны, о которых я расскажу в следующих разделах, несут особую информацию, извлеченную из образов, для управления движением глаз, зрачковым рефлексом и циркадными ритмами.

Верхнее двухолмие: управление движением глаз

Эта область среднего мозга получает аксоны почти всех классов ганглиозных клеток, кроме парвоцеллюлярных. Верхнее двухолмие управляет движением глаз. Наши глаза почти никогда не бывают неподвижными, напротив, они скачут от одной точки фиксации к другой примерно три-четыре раза в секунду. Эти большие быстрые движения глаз называются *саккадами*. Саккады могут быть произвольными, например, когда вы ищете что-то глазами, или непроизвольными, как это бывает, когда что-то появляется или двигается в вашем периферийном зрении, привлекая ваше внимание и взгляд (как красные свитера или зеленые рубашки). Часто, когда вы делаете саккады, ваши глаза довольно точно перемещаются к новой области интереса, детали которой находятся ниже уровня вашего сознания, но которые были переработаны проекциями ганглиозных клеток в верхнем двухолмии.

Дополнительные оптические и претектальные ядра

Несколько дополнительно оптических и претектальных ядер в мозговом стволе получают входы от ганглиозных клеток, которые определяют ваше движение. Эти зрительные ядра имеют большое значение для равновесия и позволяют вам сохранять фиксацию на конкретном объекте пока вы или ваша голова двигаются. Они проецируют в моторные зоны головного мозга, которые контролируют мышцы глаз так, чтобы не происходило *скольжение по сетчатке* (или движение изображения по сетчатке), несмотря на ваше движение или движение объекта вашего внимания.

Одной из важных функций этого пути является *визуальное слежение* — способность следить, например, за полетом птицы в небе, сохраняя ее изображение с высокой точностью разрешения в центральной ямке. Вы можете осуществлять это фиксированное слежение не только тогда, когда стоите на месте, но и когда бежите — удобный навык, если вы защитник, бегущий, чтобы принять пас нападающего.

Супрахиазматическое ядро

Супрахиазматический означает “выше хиазмы”. Эта область регулирует *циркадные ритмы*, присущие организму циклы дня и ночи, которые включают в себя бодрствование и сон. Люди созданы, чтобы быть активными в течение дня и спать по ночам.

Этот естественный цикл активируется классом ганглиозных клеток, которые по своей природе светочувствительны; т.е. у них есть собственные фоторецепторные молекулы и они реагируют непосредственно на свет в дополнение к тому, что приводятся в действие фоторецепторно-биполярной последовательностью клеток (описано в предыдущем разделе “Обработка сигналов

фоторецепторов: горизонтальные и биполярные клетки"). Эти, как их называют, *внутреннее фоточувствительные клетки* посылают информацию об уровнях дневной или ночной освещенности в область мозга, которая контролирует ваши циркадные ритмы (см. главу 11 для получения подробной информации о том, что происходит во время сна).

Ядро Эдингера–Вестфаля

Как и супрахиазматическое ядро (обратитесь к предыдущему разделу), ядро Эдингера–Вестфаля получает входы из внутренне фоточувствительных ганглиозных клеток, которые информируют его о текущем общем уровне света. Это ядро контролирует уровень расширения ваших зрачков, который регулирует количество света, проникающего в глаза.

От таламуса к затылочной доле

Клетки в дЛКТ таламуса, которые получают проекции из сетчатки, проецируют в затылочную долю церебральной коры в задней части вашего мозга. Это путь, через который проходит почти все зрение, которое вы осознаете (сравните это с такими функциями зрениями, как расширение и сужение зрачка, которые вы не осознаете и не способны произвольно контролировать). Область затылочной доли, которая принимает эти входы из таламуса, называется *V1* (что означает "зрительная зона 1"), она находится в нижней части горизонтальной секции мозга, изображенной на рис. 5.3.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Помимо V1, эта область проходит под такими названиями, как *зона 17* (в соответствии с порядковым номером в общей системе корковых зон, составленной немецким анатомом XIX века Корбинианом Бродманом) и *стриарная кора* (из-за плотной полосы, пролегающей через эту зону, в которой находятся гистологические пятна клеточных тел, уникальных для V1). Для простоты в этой книге я буду называть данную область зоной V1.

Нейроны из зоны V1 проецируют в другие области коры, а те — в другие, а те — еще в другие до тех пор, пока практически во всей частях затылочной, в большей части теменной и инфериорной височной долей не появляются клетки, которые реагируют на определенные типы визуальных входов. Что делают все эти зрительные области (более 30 по последним подсчетам)? Реагируют на разные черты изображений на сетчатке и анализируют их, что позволяет вам распознавать и взаимодействовать с этими объектами здесь, в этом мире. Этот подвиг зрительная область совершает с помощью находящихся в ней нейронов, которые реагируют на отдельные параметры входящих визуальных сигналов.

Что происходит в V1 и других зрительных областях

Чуть более одного миллиона ганглиозных клеток сетчатки проецируют в примерно такое же количество релейных нейронов в дЛКТ таламуса. Однако каждый релейный нейрон таламуса проецирует примерно в 100 нейронов V1. Другими словами, крошечная область зрительного образа обеспечивается несколькими ганглиями сетчатки, а таламические клетки приводят в действие сотни V1 нейронов.

Что сотни V1 нейронов делают с выходом гораздо меньшего количества ганглиозных клеток? Извлекают локальные характеристики, имеющиеся сразу у нескольких из их входов.

Как показали известные разработки Дэвида Хьюбела и Торстена Визеля из Гарвардского университета, почти все клетки V1 чувствительны к ориентации стимула, который их возбуждает. Это означает, что данные клетки не выбрасывают потенциалы действий, пока линия или край конкретной ориентации не появится в изображении, что представляется активацией нескольких ганглиозных клеток на линии одного направления.

Все ориентации стимула (вертикальная, горизонтальная и любая между ними) представлены в V1, так что отдельные небольшие группы ганглиозных клеток, реагирующие на локальный свет или тень в какой-то области изображения, запускают гораздо бо́льшую группу V1 кортикальных клеток, которые реагируют только на определенную ориентацию края, проходящую через эту область.

Другие нейроны V1 реагируют только на определенные направления движения, для чего конкретная последовательность ганглиозных клеток должна стимулироваться в определенном порядке. Как и с ориентацией, все направления закодированы, каждое из них — специальными клетками или небольшими группами клеток. Другие V1 клетки чувствительны к относительному смещению компонентов изображения между двумя глазами, из-за их слегка отличающейся позиции ви́дения (называемой *бинокулярным несоответствием*).



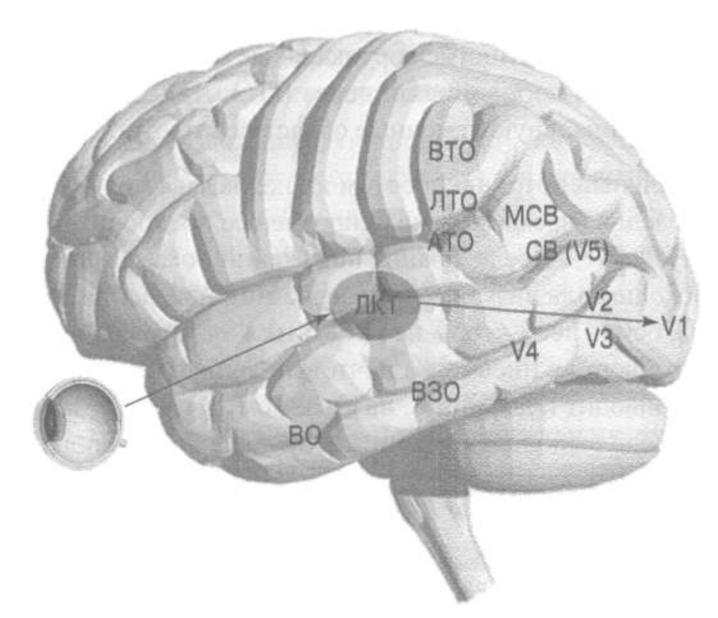
ЗАПОМНИ!

Клетки в V1 являются специфичными не только для каждого положения в пространстве, которое проецируется на сетчатку, но и для особых характеристик, таких как ориентация и направление движения. Любой заданный паттерн в сетчатке стимулирует большую часть ганглиозных клеток, но только малую часть клеток V1, которые получают его из этой области. Сигналы селективных клеток V1 кодируют более специфичную визуальную информацию, чем локация поля зрения или света и тени.

Как упоминалось ранее, область V1 находится на заднем полюсе затылочной доли. Непосредственно перед V1 есть (как вы, возможно, догадались) область V2, а перед ней — V3. Нейроны в этих областях, как правило, имеют сходные свойства реакций. А теперь просто представьте V1–V3 как комплекс, из которого выходят проекции в другие области (да, я знаю, что это грубое сверхупрощение бесспорно важных различий в их работе, которые будут прояснены дополнительными исследованиями).

Дорсальный и вентральный потоки

Понимание чрезвычайно сложной сети визуальной обработки, охватывающей почти половину всего неокортекса, на сегодняшний день является одной из самых сложных задач нейронауки. Один из наиболее важных организационных принципов, известных нам в настоящее время, состоит в том, что есть структурное и функциональное деление в иерархии визуальной обработки. Это показано на рис. 5.4.



Илл. Фрэнка Амтора

Рис. 5.4. Области визуальной коры



Комплекс V1–V3 ведет к двум основным потокам, показанным на рис. 5.4: дорсальному и вентральному. Дорсальный поток вытекает из комплекса V2–V3 и включает области СВ (средней височной) и МСВ (медиальной супериальной височной) в теменной доле. Вентральный поток включает V4 и такие области, как ВО (височная область) и ВЗО (височно-затылочная область), в инфериальной

височной доле. Свойства реакций нейронов и проблемы со зрением после повреждения этих двух путей подтверждают идею о том, что эти области имеют важные функциональные различия.

Дорсальный поток

Дорсальный поток — это проекция в теменную долю. В таких кортикальных областях дорсального потока, как СВ (средняя височная) и МСВ (медиальная супериальная височная), доминируют клетки, которые лучше реагируют на движение образа. В частности, в МСВ находятся клетки, которые лучше реагируют на типы визуальных образов, которые будут производиться при вашем движении, а именно при повороте всего визуального поля и *оптическом потоке* (паттерн движения, вызванный перемещением во внешнем мире, с низкими скоростями по направлению, которого вы придерживаетесь, но с высокими скоростями по сторонам). Кроме того, *параллакс движения*, при котором близкие объекты кажутся измененными больше, чем отдаленные, когда вы двигаете головой из стороны в сторону, кодируются мотоселективными клетками на дорсальном пути. Многие кортикальные области дорсальных потоков проецируют в области лобовой доли через ВТО, ЛТО и АТО (вентральную, латеральную и антериальную теменные области соответственно).


ЗАПОМНИ!

Дорсальный поток на простом языке называется путем “где?”, хотя в последнее время многие нейроученые предпочитают его называть путем “как?”. Исследования поражений показывают, что этот поток необходим для визуально управляемого поведения, например ловли мяча, бега в лесу, чтобы не натыкаться на деревья, и даже для бросания конверта с письмом в почтовый ящик. Повреждение этой области приводит к дефициту, называемому *апраксия*, или невозможности умело выполнять задачи, требующие визуального руководства.

ЖИЗНЬ КАК ВИРТУАЛЬНОЕ ДИСКО

В медицинской литературе есть описание классического (печального) случая, связанного с женщиной, страдавшей двусторонним повреждением левой и правой областей СВ. Хотя ее зрение, по оценке оптометрических таблиц и тесту узнавания объектов, было нормальным, женщина была полностью недееспособна, потому что не могла судить о движении. Например, она боялась перейти улицу, потому что не могла оценить, когда движущиеся навстречу автомобили сравняются с ней. Она регулярно проливала кипяток, наливая чай, потому что не могла понять, когда жидкость достигнет верха. Эта женщина жила в мире, который, по сути, был бесконечной дискотекой со вспышками света, и не могла оценить или произвести непрерывного движения.

Вентральный поток

Вентральный поток проходит в области инфериальной височной доли (так называемой *нижней височной коры*). Он включает в себя такие зоны, как ВО и ВЗО (височная и височно-затылочная области). Эти области проецируют в гиппокамп и лобную зону. Вентральный поток часто называют потоком "что?". Области коры на этом пути содержат нейроны, которые предпочитают особые паттерны или цвета (почти все нейроны в зоне вентрального пути V4, например, являются селективными по цвету) и обычно не являются селективными к движению.

Двигаясь от постериальной к антериальной височной доле, вы обнаруживаете клетки, которые отвечают только за все более сложные паттерны, например форму рук. Около края височной доли, на ее медиальной стороне, находится область, называемая *веретенообразной лицевой областью*, с клетками, которые реагируют только на лица. Повреждение этой области приводит пациентов с нормальной остротой зрения к утрате способности к узнаванию *любых* лиц, включая их собственные.

Перекрестное сообщение между дорсальным и вентральным потоками

Несмотря на четкое разделение функций между дорсальным и вентральным потоками, они явно существуют в сети, где есть перекрестное сообщение. Например, во время экспериментов с *двигающимися структурами* исследователи поместили отражающие точки на различные части тел актеров, одетых в черные костюмы, и снимали на кинопленку их движения при очень слабом свете так, что в фильме были видны только пятна. Каждый, кто видел эту пленку, когда она приводилась в движение, мог определить, что точки находятся на телах людей, рассказать, что люди делают, и даже определить их пол. В этом случае определяющие движение нейроны из дорсального пути должны были связываться с определяющими объекты нейронами в вентральном пути.

Другим примером перекрестных сообщений дорсально-вентрального пути является восприятие глубины. Зрительная система оценивает глубину или расстояние до различных объектов в окружающей среде несколькими способами. Некоторые подсказки, такие как *подсказки с изображением глубины*, могут быть представлены на рисунках и фотографиях. К ним относятся перекрывание ближними объектами совпадающих с ними по размеру дальних объектов (более близкие объекты длиннее, чем более дальние, — крошечный автомобиль, изображенный на картинке, должен находиться дальше, чем большой человек). Основанные на паттернах подсказки вентрального пути должны работать с основанными на движении подсказками дорсального пути, чтобы вынести единое суждение о глубине.



Нарушение зрения и оптические иллюзии

Как правило, мы склонны верить, что видим то, что "реально там находится", тогда как в реальности то, что мы "видим" — конструкция из комбинации текущих образов на нашей сетчатке и наш прошлый опыт. Например, если у вас есть дефект цветового зрения, вы можете прийти на работу в носках, которые, как вы считаете, составляют пару, но ваши коллеги считают их разными (на что вашим лучшим ответ может быть "забавно, но дома у меня есть точно такая же пара!"). Есть также вещи — такие как оптические иллюзии — которые никто из нас не видит такими, каковы они на самом деле. Зрительные недостатки и иллюзии многое говорят нейроученым о том, как построена и работает наша зрительная система.

"А по-моему, они одинаковые": цветовая слепота

Как я уже отмечал в предыдущем разделе "Сетчатка: преобразование фотонов в электрические сигналы", три разных вида колбочек (красные, зеленые и синие) позволяют вам видеть цвет. Уберите любой из них, и у вас будет цветовая слепота.

Наиболее распространенные (безусловные) формы цветовой слепоты являются следствием отсутствия одного вида колбочек в сетчатке. Примерно у одного из 20 мужчин и у одной из 400 женщин недостает либо красных колбочек (состояние, называемое *протанопия*), либо зеленых колбочек (*дейтеранопия*). Люди с этими дефектами не отличают красный цвет от зеленого.



Почему в этом есть гендерная разница? Гены, отвечающие за эти пигменты, находятся в X-хромосоме. Поскольку мужчины, у которых есть X и Y хромосомы, получают только одну копию генов, они страдают красно-зеленой цветовой слепотой, если этот ген у них неисправен. Со своей стороны, женщины имеют две X-хромосомы и, следовательно, две копии красного и зеленого генов. Если у них оказывается одна плохая копия красно-зеленого гена, то все же красно-зеленое цветовое зрение сохраняется. Чтобы у женщины оказалась красно-зеленая цветовая слепота, оба гена на обеих X-хромосомах должны быть плохими. Таким образом, красно-зеленая цветовая слепота у женщин встречается реже.

Но еще реже у мужчин и женщин происходит потеря синих конусов, называемая *тританопией*. Эти люди не могут отличить синий цвет от зеленого.

Примером приобретенной формы цветовой слепоты является повреждение области коры V4 в вентральном пути, что приводит к *ахроматопсии*.

Ахроматопсия отличается от цветовой слепоты сетчатки, при которой человек не может различать определенные оттенки. В ахроматопсии разные цвета выглядят как оттенки серого.

Что такое слепота

Страх человека потерять зрение почти так же силен, как и страх заболеть онкологическим заболеванием. Хотя многие слепые люди прожили продуктивную и удовлетворительную жизнь, потеря зрения считается одной из самых тяжелых форм патологии. В этом разделе я рассмотрю некоторые из наиболее распространенных причин слепоты.

Большинство видов слепоты, по крайней мере в развитых странах, происходят в сетчатке. Самыми распространенными формами патологии сетчатки являются ретинопатия, например пигментный ретинит, макулярная дегенерация и диабетическая ретинопатия, вызывающие смерть фоторецепторов. Другие многочисленные причины слепоты таковы.

» **Пигментный ретинит** связан с наследственной дегенерацией палочковых фоторецепторов сетчатки. Это состояние прогрессирует от ночной слепоты до полной потери периферического зрения (туннельное зрение, до последнего момента щадящее центральное зрение, потому что в центральной ямке нет палочек) и, как следствие, до полной слепоты. В настоящее время, к сожалению, не существует лечения этого заболевания и слепота необратима.

» **Наследственные метаболические нарушения.** Макулярная дегенерация и диабетическая ретинопатия влекут за собой гибель клеток сетчатки в результате наследственных нарушений обмена веществ, обычно сопровождаемых гибелью фоторецептора, за которой следует смерть и других нейронов сетчатки.

» **Глаукома.** В отличие от предыдущих ретинопатий, глаукома включает первичную смерть клеток ганглий сетчатки, чаще всего из-за унаследованного повышенного давления внутри глаза. Один подтип глаукомы, *закрытоугольная глаукома*, поддается лечению с помощью лазерной хирургии. Другая форма, *открытоугольная глаукома,* часто может контролироваться с помощью лекарств.

» **Катаракты.** В странах третьего мира случаи катаракты хрусталика и помутнения роговицы вызывают высокий процент слепоты, но большинство из этих случаев легко поддается лечению с помощью современных хирургических технологий.

» **Травмы глаз и головы.** Повреждения глаз могут вызвать отслоение сетчатки. Тяжелые травмы могут привести к потере всего глаза (или обоих глаз). Ранения головы, опухоли или поражения сосудов могут

влиять на зрительный или любой другой нерв из областей зрительной обработки коры (объяснено в предыдущем разделе "От таламуса до затылочной доли").


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Амблиопия, часто называемая "ленивым глазом", является формой зрительной недееспособности, которая чрезвычайно озадачивала ученых и врачей — по крайней мере, пока они не достигли лучшего понимания механизмов пластичности в зрительной коре (глава 16 содержит больше информации о пластичности). Оказывается, что во время развития глаза конкурируют за кортикальные синапсы. Если один глаз оптически намного хуже, чем другой, из-за катаракты, крайней близорукости или дальнозоркости, ганглиозные клетки в этом глазу гораздо менее энергичны, чем в другом, и другой глаз "захватывает" все доступные синапсы в V1. Это состояние почти необратимо для людей после 6-летнего возраста, поэтому, даже если оптическая проблема в пораженном глазе устранена после этого возраста, неблагополучный глаз по-прежнему остается слепым, хотя во всех остальных случаях он здоров. По этой причине дети младше 6 лет должны проходить медицинские осмотры глаз и исправлять все дефекты.

Оптические иллюзии

Как происходит, что иногда мы видим то, чего на самом деле нет? Одни оптические иллюзии, такие как миражи и радуги, обусловлены оптическими свойствами атмосферы и их можно сфотографировать.

Другие иллюзии, однако, кажутся конструкциями нашего мозга, словно мы воспринимаем то, что не подлежит фотографированию. Типичными примерами являются "иллюзия Понци" ("фокус железной дороги"), в которой два идентичных отрезка кажутся разного размера, если их разместить на параллельных линиях, сходящихся на расстоянии, и куб Неккера, в котором кажется, что вид куба меняется, в зависимости от того, на какой грани зритель фокусирует свое внимание. Еще одна известная оптическая иллюзия — треугольник Каниза (рис. 5.5), в котором сплошной белый треугольник, как представляется, накладывается на треугольник с черным контуром. Уловка? Белого треугольника не существует.

Каждую из этих иллюзий можно объяснить похожим образом. Наша зрительная система развилась до придания смысла изображениям, спроецированным на наши сетчатки, как реальным трехмерным объектам в реальном мире. Другими словами, мы видим то, что *ожидаем* увидеть. Иллюзорный образ треугольника Каниза, например, является очень сложным двумерным

изображением с тремя точно расположенными углами и тремя точно размещенными сегментами круга. В трехмерном мире такое изображение реально возможно только при наличии сплошного белого треугольника. Следовательно, это то, что мы видим.

© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 5.5. Треугольник Каниза; нет сплошного белого треугольника



Важным моментом в таких иллюзиях является то, что они обнаруживают интересные вещи о работе зрительной системы. Как я уже говорил ранее в этой главе, зрительная система не передает изображение на сетчатку в какое-то особое место, где его просматривает какая-то структура мозга. Зрительная система извлекает информацию, которая позволяет нам идентифицировать объекты и взаимодействовать с ними. Для того чтобы делать это, система

“интерпретирует” визуальные входы в соответствии с внутренними моделями, исходя из нашего собственного опыта и появившейся в результате эволюции нашего вида способности иметь дело с реальным миром. Если исходить из этого, у нас мало эволюционного опыта, касающегося черных отметок на белой бумаге, это то, что мы должны научиться производить и интерпретировать.



Глава 6

Восприятие звука: слуховая сенсорная система

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Роль внешнего, среднего и внутреннего уха в слухе

» Как звук обрабатывается в мозге

» Распространенные нарушения слуха

Наш орган слуха, подобно зрению, улавливает энергию из окружающей среды, чтобы проинформировать о том, что находится рядом с нами. Слух обнаруживает звук. Звук — это наша перцепция колебаний воздуха, которые создаются колебаниями природных объектов.



СОВЕТ

Представьте, что вы дернули за гитарную струну. Вначале струна отклоняется в одном направлении, на мгновение делая молекулы воздуха с этой стороны чуть более плотными. Затем эти молекулы делают воздух слегка более плотным еще дальше. Импульс продолжает удаляться от струны и распространяться в пространстве. Когда струна уходит в другую сторону, область воздуха, находящаяся непосредственно рядом, становится менее плотной. Затем продолжается распространение этого импульса низкого давления. Серии импульсов высокого и низкого давления образуют волны, частота колебаний которых равна частоте колебаний струны.

Распространяющиеся от источника звука звуковые волны образуют все увеличивающиеся круги, так что звуковая энергия распространяется на все бóльшую площадь. Это означает, что интенсивность звука на любую принимающую область уменьшается пропорционально расстоянию. В конечном итоге на большом расстоянии звук не будет слышен, потому что его энергия в области, достаточно удаленной от источника, будет приблизительно равна энергии произвольного движения молекул воздуха. Чувствительность слуховой сенсорной системы к давлению волн в воздухе очень близка к этому абсолютному порогу; другими словами, мы можем слышать (улавливать) изменения в плотности молекул воздуха, близкие к тем, которые возникают из-за произвольного движения самого воздуха. Вы не можете добиться чего-то большего даже теоретически. Чувство слуха позволяет нам не только определить, что звук существует, но и то, чем он вызван, что означает и откуда пришел.

Через серию сложных взаимодействий между разными частями слуховой сенсорной системы, которые составляют предмет этой главы, мы можем не только обнаружить звук, узнать о его происхождении и направлении, откуда он пришел, но также выполнять более сложные функции — наслаждаться музыкой и понимать язык.

Ухо: улавливание и расшифровка звуковых волн

Первые этапы слуховой обработки являются скорее механическими, чем нейронными. Подобно глазу, содержащему хрусталик и зрачок для фокусировки и регулировки уровня освещения, слуховая система физически преобразует входящие звуковые волны. На рис. 6.1 показано анатомическое строение уха.

Первое из этих преобразований является механическим, и в нем участвуют наружное, среднее и внутреннее ухо. В общих чертах вот что происходит со звуковой волной, позволяющей вам слышать.

» **Наружное ухо** состоит из трех частей: ушной раковины, наружного слухового прохода и барабанной перепонки. Ушная раковина "улавливает", фильтрует звуковые волны и направляет их через наружный слуховой проход к барабанной перепонке.

» **Среднее ухо.** Три маленькие косточки в среднем ухе преобразуют колебания в ударные волны и отправляют их во внутреннее ухо.

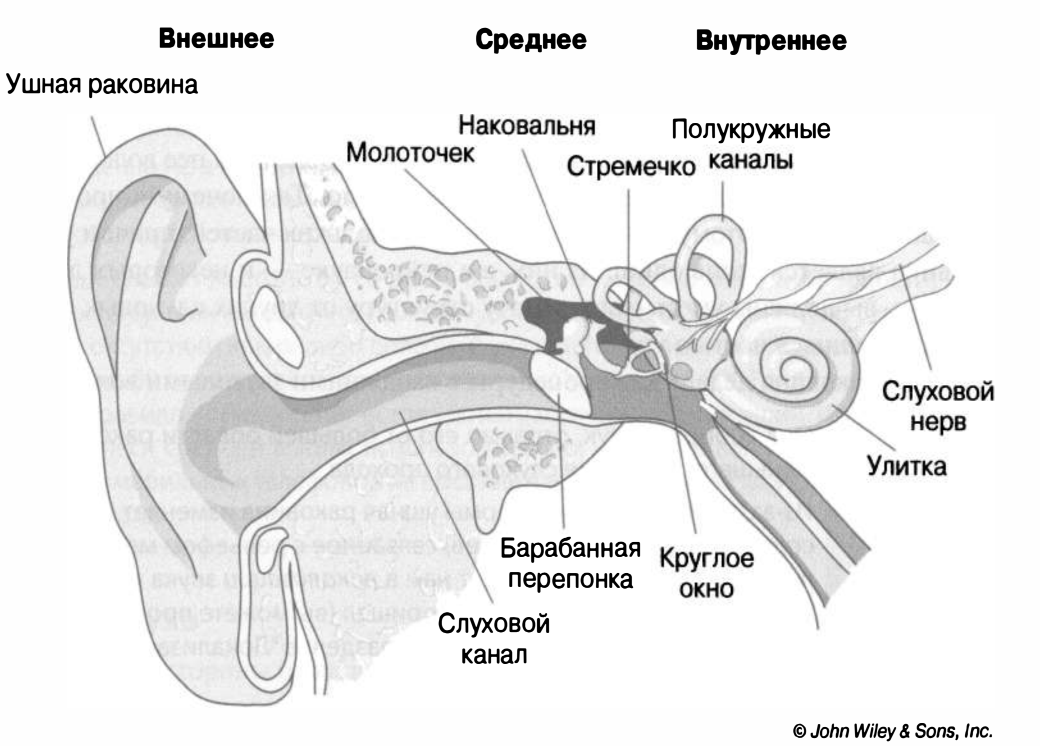


Рис. 6.1. Анатомическое строение уха (внешнего, среднего и внутреннего)

» **Внутреннее ухо.** Ударные волны от среднего уха идут к овальному окну улитки, где расположены слуховые рецепторы (волосковые клетки). Спиральная форма улитки способствует тому, что высокочастотные колебания собираются рядом с овальным окном, а низкочастотные колебания идут до конца спирали. Ударные волны в улитке сгибают находящиеся там клетки слуховых волосков, которые генерируют потенциалы действия в слуховом нерве. На этот момент механические превращения заканчиваются, и начинается роль нейронов, о чем вы можете прочитать в разделе "Осмысление звуков: центральные слуховые проекции" ниже в этой главе.

Далее подробно рассматривается роль каждой составляющей уха в процессе слуха.

Собирание звуков: наружное ухо

Ушная раковина, наружный слуховой проход и барабанная перепонка образуют наружное ухо. Это первая структура, участвующая в обработке звука.

Ушная раковина, входная часть наружного уха

Входная часть наружного уха, о которую ударяются звуковые волны, называется *ушной раковиной.* Вы хорошо знакомы с ушной раковиной: это часть слуховой системы, которую вы можете видеть, закладывать за нее волосы, прокалывать и, если вы особо талантливы, двигать ею. Так почему я просто не называю ее ухом? Потому что ухо состоит из нескольких частей, причем ушная раковина является лишь одной из них, а в нейронауке — и некоторых других науках — вы должны уметь отличать эту структуру от других слуховых структур, считающихся частью уха.

Ушная раковина делает две процедуры с входящими звуковыми волнами.

» Она собирает звук, отражая его от большей области раковины до меньшего отверстия слухового прохода.

» Из-за сложности своей формы ушная раковина изменяет частотное содержание входящих звуков, связанное с рельефом места, откуда поступает звук. Это помогает нам в *локализации* звука или определении направления, откуда он пришел (вы можете прочитать больше об этом в одном из следующих разделов "Локализация звука").



По мере взросления человека его ушная раковина немного меняется. Это означает, что в ходе развития мы должны "привыкнуть" к трансформации направления частот в своей ушной раковине. Это привыкание почти полностью включает в себя нейронную пластичность в слуховой коре — способность нейронных связей к самостоятельной реорганизации.

Заплыв в слуховой проход

Ушная раковина отражает звуковые волны в слуховой проход, который передает их в барабанную перепонку. Слуховой проход выполняет роль небольшого резонатора волн среднего диапазона частот (частот, на которых звучат человеческие голоса), поэтому эти частоты относительно устойчивы к небольшому затуханию по пути в барабанную перепонку.

Стук по барабану (перепонки)

Слуховой проход заканчивается у барабанной перепонки. Когда звуковые волны, отраженные ушной раковиной и прошедшие по слуховому проходу, ударяются о барабанную перепонку, она начинает вибрировать, что вызывает реакцию в среднем ухе.

ОБЕРТОН, ЕЩЕ ОДИН — И БЫСТРО ПРОВЕРИТЬ НА УЧИТЕЛЕ

Частота звука измеряется в колебаниях в секунду и обозначается в Герцах (сокращенно Гц) в честь немецкого ученого Генриха Герца, который изучал эффекты, вызываемые переменным электрическим током (когда музыканты говорят об *обертоне*, они имеют в виду именно это).

Люди слышат частоты от 20 до 20 000 Гц, по крайней мере в молодости. По мере старения мы обычно теряем чувствительность к высокой частоте, даже при отсутствии каких-либо болезней уха или повреждений. Фактически люди старше 60 лет редко слышат частоты намного выше 16 000 Гц. Эти недостатки, как правило, гораздо чаще встречаются у мужчин, чем у женщин. Известно, что учащиеся средней школы использовали это, устанавливая мелодии звонков своих мобильных телефонов на высокие частоты, которые их учителя не могли услышать.

Среднее ухо

С другой стороны барабанной перепонки находятся три крошечные косточки, называемые *молоточком* (лат. *malleus*), *наковальней* (лат. *incus*) и *стремечком* (лат. *stapes*) (*malleus*, *incus и stapes* — это оригинальные медицинские термины). Эти органы образуют среднее ухо.

Три косточки среднего уха — самые маленькие кости в теле человека, но они выполняют важную функцию: через них колебания барабанной перепонки активируют овальное окно (часть внутреннего уха) на входе в улитку.


СОВЕТ

Представьте эти три косточки в виде рычага, являющегося с точки зрения физики твердым телом, применяя к которому силу в точке опоры (или точке поворота), можно увеличить механическую силу в другой точке. С функциональной точки зрения три косточки внутреннего уха работают так: барабанная перепонка, прикрепленная к кости молоточка, колеблется в ответ на звук при изменении давления воздуха. На другом конце трех косточек находится стремечко, которое прикрепляется к овальному окну в улитке, заполненному жидкостью. Шарообразная головка молоточка, которой он соединяется с наковальней, подобна опоре в этой системе — таким образом, что большое, но слабое движение барабанной перепонки вызывает малое, но сильное движение стремечка. Рычаг из костей необходим, потому что жидкость в улитке тяжелее воздуха в барабанной перепонке.

Эффект рычага в костях среднего уха составляет порядка 100/1, что означает стократное увеличение прилагаемого усилия. Второе механическое преимущество заключается в том, что площадь барабанной перепонки больше площади овального окна, а это означает, что сила увеличивается и этим отношением.

Играть аккорды мозгу: внутреннее ухо

После того как овальное окно улитки активировано костями среднего уха, в игру вступает внутреннее ухо. Внутреннее ухо состоит из улитки, ее содержимого и связанных с ней областей (рис. 6.2). Когда стремечко передает вибрации на овальное окно у входа в улитку, волны давления передаются через жидкость, которая заполняет улитку. Эти волны давления сгибают преобразователи

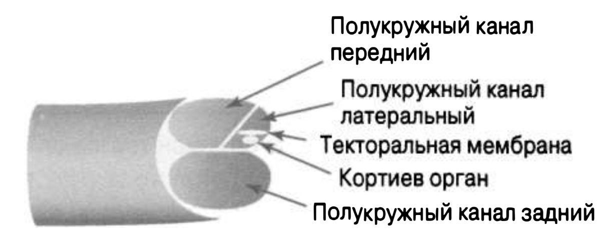


Рис. 6.2. Улитка и Кортиев орган



звука — реснички слуховых волосковых клеток, расположенных в Кортиевом органе в улитке. Эти волосковые клетки настолько чувствительны к малым движениям, что могут реагировать на отклонения ресничек шириной не более атома!



ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Интересно, что реснички на слуховых волосковых клетках в улитке не только выглядят как реснички, вокруг которых другие, не-нейронные, клетки должны перемещаться, плавая во внеклеточной жидкости; скорей всего, они даже эволюционировали из двигающихся ресничек, тех, которыми пользовались некоторые одноклеточные организмы для перемещения.

Ионные каналы открываются и посылают потенциалы действия

У основания слуховых волосковых клеток-ресничек находятся специальные каналы, напоминающие механорецепторы (см. главу 4), потому что, когда реснички сгибаются, они растягивают мембрану волосковых клеток, открывающую ионные каналы, которые деполяризуют волосковую клетку и запускают терминали аксонов слуховых нервных волокон на другом конце волосковой клетки, посылающие потенциалы действия. Эти потенциалы действия спускаются вниз по слуховому нерву к кохлеарному ядру.

Кортиев орган фактически содержит два типа волосковых клеток, называемых внутренними волосковыми клетками и внешними волосковыми клетками. Несмотря на то что внутренних волосковых клеток меньше, чем внешних, они делают больше соединений со слуховым нервом, чем внешние. Тем не менее внешние волосковые клетки играют важную функцию: они контролируют жесткость мембраны вблизи ресничек волосковых клеток. Эта двигательная функция внешних волосковых клеток усиливает реакцию волосковых клеток на звуки с низкой амплитудой, особенно на высоких частотах, но ослабляет реакцию на чрезмерно громкие звуки, чтобы предотвратить повреждение волосковой клетки.

Отправка информации о частоте и амплитуде

Около 30 000 слуховых нервных волокон путешествуют из улитки в кохлеарное ядро (рис. 6.3) в стволе мозга. По строению эти нейроны напоминают механорецепторы в дорсальных корневых ганглиях (см. главу 4). В слуховой системе тело клетки сенсорного нейрона находится в спиральном ганглии кохлеарного ядра. Эти нейроны имеют два аксона. Один идет к слуховой волосковой клетке в улитке, где изгиб ресничек индуцирует потенциалы действия в аксон кохлеарного нейрона. Другой аксон делает проекцию в верхнюю оливу, переносящую слуховое сообщение.



Сообщение, которое слуховые волокна посылают мозгу о звуке в окружающей среде, состоит из двух основных характеристик звука — частоты и амплитуды — подобно тому, как сетчатка информирует мозг о цвете и интенсивности света. Однако если сетчатка представляет пространство эксплицитно, в понятиях местоположения на сетчатке подобной связи между расположением звука и местом в улитке не существует. Вместо этого, когда дело касается органа слуха, кора вычисляет местоположение звука в пространстве (подробнее об этом можно будет узнать в разделе "Локализация звука"). Другими словами, выход слухового нерва эксплицитно не содержит представления о пространстве (это является одной из причин, по которым улитка может опосредовать слух, хотя имеет всего лишь 30 000 слуховых волокон — сравните это с более чем миллионом аксонов ганглиозных клеток сетчатки, которые выходят из каждого глаза!).

Хотя положение в улитке не отражает местоположение звука, улитка вытянута в одном измерении и образует спираль, состоящую примерно из 2,5 оборота (см. рис. 6.2). То, что представлено в этом одном измерении, является частотой.

Механическая структура улитки (жесткость, размер) такова, что только высокие частоты вызывают колебания в ее части рядом с овальным окном, в то время как низкие частоты производят бо́льшую амплитуду колебаний ближе к концу улитки, наиболее удаленному от овального окна (в центре катушки). Место внутри улитки, где возникают колебания, кодирует частоту. Реакции волосковых клеток вблизи овального окна определяют высокие частоты; те, которые находятся в самом дальнем конце улитки, определяют низкие частоты. Если положение вдоль улитки может кодировать частоту, то скорость сигнала и количество клеток, посылающих сигнал, могут кодировать амплитуду, таким образом производя нейронное представление слуховых входов. Достаточно просто, не правда ли?

К сожалению, отправить сигнал, кодирующий скорость, для передачи амплитуды не так просто, как оправить сигнал, кодирующий место, для передачи частоты. Причина связана с фундаментальным свойством нейронов, а именно с их максимальной скоростью отправления сигнала (см. главу 3). Поскольку потенциал действия сам по себе длится около одной миллисекунды, нейроны не могут посылать более 1000 потенциалов действия в секунду; в целом постоянные скорости составляют менее 500 потенциалов действия в секунду.

Чтобы определить локализацию звука (для получения дополнительной информации перейдите к разделу "Локализация звука"), слуховые волокна обычно посылают сигналы только на пике давления звуковой волны. Вот что это означает для разных частот.

- **Для частот ниже 500 Гц.** Слуховые волокна могут посылать сигнал о каждом пике давления звуковой волны, так что скорость сигнала фактически непосредственно кодирует частоту. Другими словами, на низких частотах волокна отправляют сигналы с частотой звука.
- **Для частот выше 500 Гц.** Слуховые волокна не могут отправлять сигнал с частотой звука, поэтому они посылают сигнал о каждом втором пике давления, или каждом пятом, или десятом, или… вы поняли идею. В этом случае частота кодируется по месту внутри улитки.

Как низкочастотная, так и высокочастотная амплитуда звука кодируются как количеством спайков, возникающих при каждом пике импульса давления, так и количеством активных волокон (громкие звуки задействуют больше посылающих сигналы волокон, чем слабые звуки).

ПОЧЕМУ СЛУХОВОЕ ПРОТЕЗИРОВАНИЕ РАБОТАЕТ

Одномерное частотное строение улитки сделало очень успешным развитие слуховых протезов. Большинство причин потери слуха связано со смертью слуховых волосковых клеток.

Эффективные слуховые протезы состоят из линейных электродных устройств, которые вставляются в улитку. Электронная обработка разбивает входящий звук на частотные диапазоны и генерирует стимулирующий ток в соответствующем месте протеза для непосредственного управления слуховыми нервными волокнами. На момент написания этой книги более 50 000 слуховых протезов были имплантированы в США, многие из них позволяют их носителям вербально общаться с небольшими издержками. В настоящее время не существует протезов для восстановления зрения, хотя бы отдалено сопоставимых по эффективности со слуховыми.

Осмысление звуков: центральные слуховые проекции

Тридцать тысяч слуховых волокон передают сообщения о звуке в кохлеарное ядро и далее с помощью смешанного кода. Каждое волокно чувствительно к определенному диапазону частот, и разные волокна имеют разные пороговые значения и скорости передачи сигналы, которые кодируют магнитуду звука.

Остановки перед таламусом

Слуховые нервные волокна не делают проекции непосредственно в таламус; перед этим они дважды ретранслируют сигнал. Как упоминалось ранее, когда слуховые волоски сгибаются, мембраны волосковых клеток растягиваются и открывают ионные каналы, которые деполяризуют волосковые клетки и заставляют терминали аксонов слуховых нервных волокон посылать потенциалы действия.

Потенциалы действия слухового нерва направляются в кохлеарное ядро, где расположены клеточные тела этих аксонов, и вызывают потенциал действия в клеточном теле, который, в свою очередь, вызывает потенциал действия во втором аксоне, пересекающий среднюю линию тела и проецирующий в ядро, называемое *верхним оливарным ядром,* на его противоположной стороне (рис. 6.3). Другими словами, потенциалы действия из правого кохлеарного ядра передаются в левую часть верхнего оливарного ядра, а потенциалы действия левой проекции передаются в его правую часть. Верхние оливарные ядра расположены в мосту (см. главу 2, где приводится общая информация об областях мозга).

Релейные клетки верхнего оливарного ядра проецируют в *нижнее четверохолмие*, расположенное, как вы уже могли догадаться, сразу под верхним четверохолмием в среднем мозге. Наконец, нейроны нижнего четверохолмия проецируют в медиальное коленчатое ядро таламуса, о котором вы можете прочитать в следующем разделе.


ЗАПОМНИ!

После контралатеральной проекции в верхнее оливарное ядро все проекции являются *ипсилатеральными,* это означает, что они остаются на той же самой стороне. По этой причине медиальное коленчатое ядро на правой стороне тела получает входящие сигналы главным образом из левого уха, а медиальное коленчатое ядро на левой стороне тела получает входящие сигналы в основном из правого уха.

Почему слуховое сообщение проходит через две обрабатывающие остановки до того, как достигнет таламуса? Ответ на этот вопрос связан с локализацией звука. Верхнее оливарное ядро и нижнее четверохолмие с каждой стороны мозга получают не только контралатеральные, но и некоторые ипсилатеральные проекции. Нейронные сравнения между выходами из каждого уха устанавливают нейронное кодирование для локализации звука. В слуховой системе локализация звука опосредуется нейронными вычислениями различий в силе звука и времени его поступления в каждое ухо. Эти вычисления требуют точного нейронного времени, что означает, что они должны происходить в самом начале потока звуковой обработки, как можно ближе к двум кохлеарным

ядрам. Следующий раздел “Локализация звука” более детально рассматривает механизмы локализации звука.

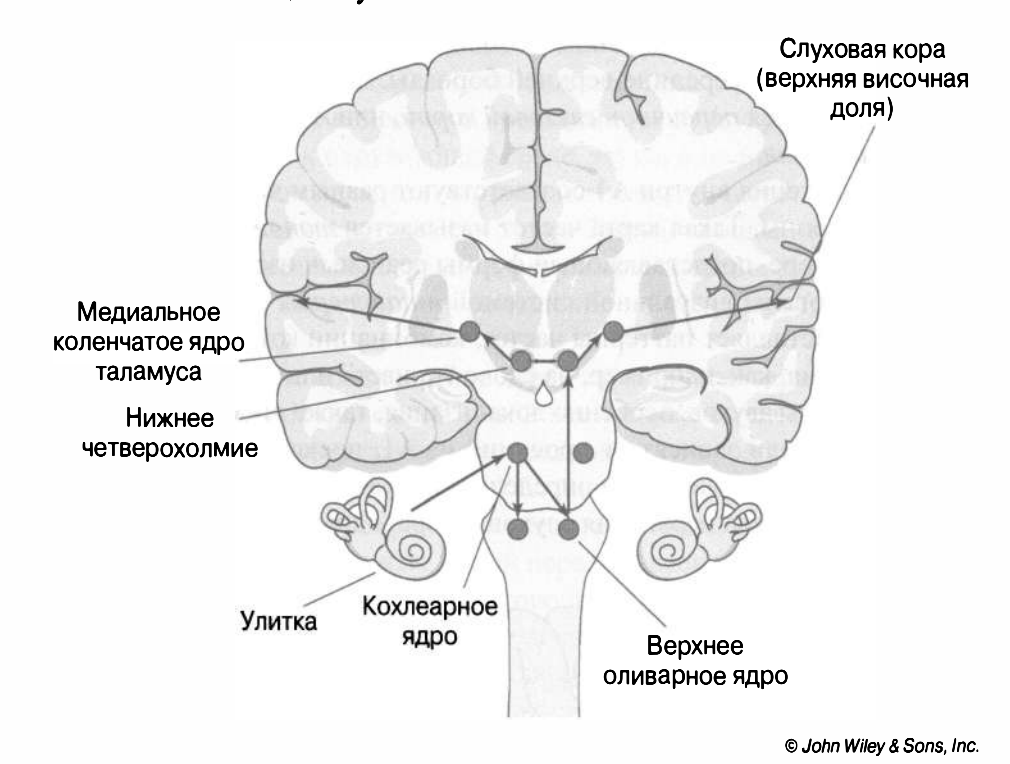


Рис. 6.3. Как звуковой сигнал достигает слуховой коры

По дороге к таламусу: медиальное коленчатое ядро

Медиальное коленчатое ядро с каждой стороны мозга получает входы в основном из уха на противоположной стороне. Реакции медиальных коленчатых нейронов оказываются сходными с реакцией слухового нерва; они являются частотными кодами, поэтому каждая медиальная коленчатая релейная клетка предпочитает конкретную полосу частот, аналогичную входу ее аксона кохлеарного ядра, а более громкие звуки задействуют больше клеток, посылающих сигналы с большей скоростью.

Кроме этих сходств, типичные таламические функции “ворот внимания”, бесспорно, находятся здесь тоже. Например, если вы едва слышите подозрительный шум, то начинаете сосредоточенно следить за возможным еще одним его проявлением. Нейронное усиление *сопутствующих слуховых сигналов* — звуков, которые вы *намеренно* пытаетесь услышать, — опосредуются многочисленными областями мозга, находящимися, как правило, в таламусе.

Звуковая обработка в мозге: верхняя височная доля

Как показано на рис. 6.3, медиальное коленчатое ядро таламуса передает слуховую информацию в верхнюю височную долю, в область, расположенную постериально к середине верхней борозды. Эта область верхней височной доли называется *первичной слуховой корой*, или A1. Она также называется *извилиной Гешля*.

Разные положения внутри A1 соответствуют разным частотам, на которые реагируют нейроны. Такая карта частот называется *тонотопической*. Подобно зрительной коре, представляющей формы реальных изображений, которые были преобразованы визуальной системой в *паттерны* линий и краев, слуховая кора представляет паттерны частот, комбинации которых указывают на какие-то значения, как, например, на слово "привет" или хлопанье двери.

Другие аспекты звуков, особенно локализация, также либо обрабатываются нейронами в A1 или зависят от проекций из A1, поскольку поражения в A1 нарушают способность человека определять направление, откуда пришел звук.

На рис. 6.4 показана первичная слуховая кора и другие важные для различения звуков области.

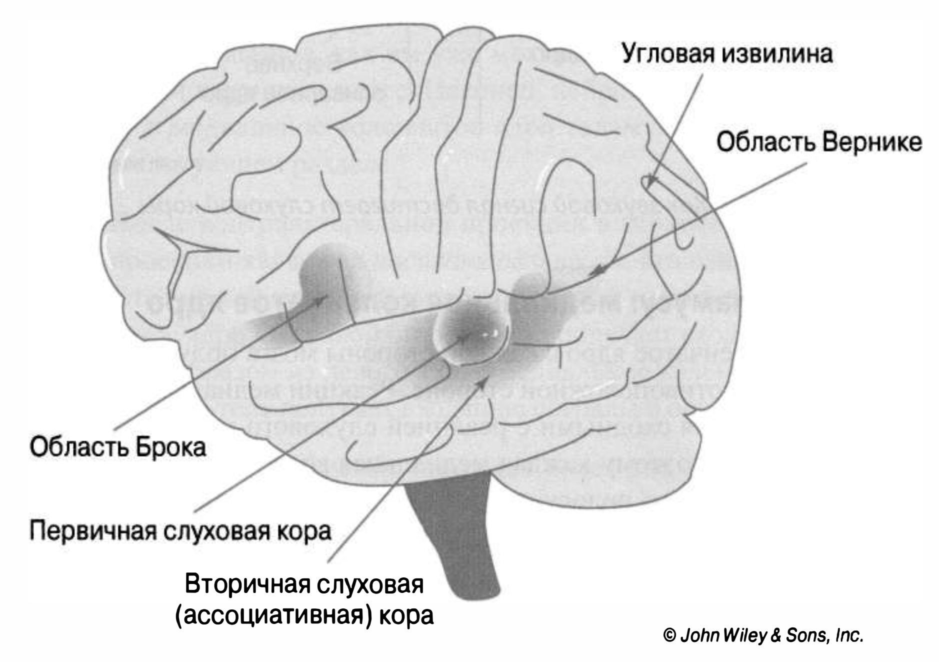


Рис. 6.4. Первичная слуховая кора и другие ключевые области

Обработка сложных слуховых паттернов

Рядом со слуховой областью A1 находятся несколько областей более высокого порядка, которые, поскольку для них не существует условного обозначения, обычно называются *ассоциативными областями слуховой коры.*

Многие кортикальные нейроны за пределами A1 лучше реагируют на сложные, или относящиеся к окружающей среде, звуки, а не на чистые тона. Примером сложных звуков является чириканье птиц, где частота изменяется на протяжении всей продолжительности звука. Записывающие это нейроны реагируют и на другие реальные звуки из окружающей среды (например на звон ключей, закрывание дверей или перемещение по полу стула) лучше, чем на отдельные тона.

Очевидно, что такое предпочтение корой звуковых паттернов высокого порядка является распространенной темой в корковых вычислениях. На более низких уровнях (находящихся ближе к входам) слуховой системы (и других сенсорных систем, если на то пошло) большинство нейронов реагируют на большинство стимулов с нейронным представлением, спроецированным по относительно небольшому числу линий передач аксонов. В коре нейроны становятся более разборчивыми, предпочитающими более сложные паттерны, так что на любой данный реальный звук реагирует только малая часть корковых нейронов. Но поскольку доступны миллиарды кортикальных нейронов, ваше узнавание и память о конкретных звуках связаны с сигналами относительно небольшого процента конкретных нейронов, активность которых настроена на этот стимул. Большинство специфических нейронных реакций достигается с помощью обучения и опыта.

Слушать осмысленно: специализация на языке

Хотя функциональная дифференциация областей высшей (после A1) слуховой обработки в настоящее время остается еще неясной, один поток слуховой обработки хорошо известен из-за его важности в обработке языка. Это проекция в *область Вернике* (область 22), расположенную на стыке между верхней и задней частями височной доли и теменной долей. Пациенты с повреждениями в области Вернике испытывают трудности с пониманием языка. Когда они говорят, их поток слов, хотя и свободно льется, часто бывает бессмыслен и описывается как “словесный салат”.

Область Вернике имеет обширные связи с другой языковой областью — областью Брока, расположенной в лобной доле, антериально перед двигательными областями, которые контролируют язык, голосовые связки и другие части речевого аппарата. Повреждение области Брока ведет к трудностям

с производством речи, но недостатки в понимании речи становятся явными только в предложениях со сложными конструкциями.

Показанные на рис. 6.4 две области (Вернике и Брока) расположены в левой части мозга практически у всех праворуких (приблизительно у 95%). Более сложную ситуацию мы наблюдаем у леворуких. У некоторых леворуких область языка находится, как и положено, в левой части мозга, но у остальных она расположена справа.

В ряде исследований говорится, что есть два типа леворукости: *стойкие левши*, мозг которых действительно является зеркальным отражением мозга правшей, и *смешанные левши*, мозговая латерализация которых похожа на латерализацию правшей, но ставшие леворукими случайно. Некоторые данные свидетельствуют о разнице в ряде характеристик, связанных с этими двумя типами: если стойкие левши пишут "сверху вниз", держа руку в крючкообразном положении, то смешанные левши, как правило, пишут левой рукой, выполняя зеркально-симметричное отражение движений правшей.

Идентификация языковых областей у левшей стала одним из первых примеров известной функциональной латерализации в головном мозге. Учитывая, что повреждение области Вернике с левой стороны вызывает глубокие дисфункции в обработке языка, возникает вопрос: какую функцию выполняет ее зеркально-симметричная область в правой части мозга? Недавно полученные данные свидетельствуют о том, что повреждение 22 области в правой части мозга ведет к неспособности обработки *просодии* в языке (изменений тональностей и ритма), которая доносит смысл. Пациенты с этим повреждением, например, не могут отличить саркастический тон от вопросительного или любого другого тона голоса, и, в частности, не "догоняют" шутки и другие формы юмора.

Восприятие музыки: я уловил ритм

Музыка — еще один сложный стимул для слуховой обработки, который, похоже, больше полагается на правую, чем на левую часть мозга, о чем свидетельствует то, что большинство людей лучше распознают мелодии левым ухом (правой частью мозга).

В клинической практике существовал интересный случай двустороннего повреждения верхних слуховых областей, которое привело к очень любопытному нарушению. Данное состояние, называемое *амузией*, выражалось в том, что человек не мог распознавать мелодии. Страдавшая амузией пациентка нормально понимала речь и сложные окружающие звуки, а также знала название песен на своих пластинках. Она просто не могла распознавать мелодии, которые слушала.

Локализация звука

Локализация звука сильно отличается от визуальной локализации его источника. Оптика глаза сохраняет топографию между положением во внешнем мире и положением на сетчатке, которая через проекции передается в верхние зрительные центры. Но уши не кодируют направление звука в виде какой-то карты; вместо этого местонахождение звука вычисляется слуховой системой путем нейронного сопоставления между двумя ушами. Это вычисление начинается в верхнем оливарном ядре и нижнем четверохолмии и передается через сигналы клеток в слуховую кору, которая лучше реагирует на звуки, распространяющиеся в пределах конкретной высоты и азимута (направления в горизонтальной плоскости).

Вычисление азимута (горизонтального угла)

Слуховая система использует два разных метода для вычисления азимута: интерауральную (расстояние между ушами) разность интенсивности и интерауральную разность интервалов.

Эти два метода лучше всего работают в диапазонах взаимодополняющих частот. Спайк, посылаемый во время конкретного пика звукового давления, лучше работает на низких частотах, чтобы аксоны могли достаточно быстро посылать сигналы, следовать дальнейшим циклам и оставаться в так называемой *фазовой блокировке*. С другой стороны, интерауральная разница интенсивности больше для высоких, чем для низких частот, потому что сама голова больше ослабляет высокие, чем низкие частоты.

Интерауральная разность интенсивности

Звук, источник которого не находится непосредственно спереди или сзади реципиента, будет звучать громче в ближнем, чем в дальнем ухе. Отдельные нейроны в верхнем оливарном ядре и нижнем четверохолмии получают как ипсилатеральные, так и контралатеральные входы. Эти нейроны выстроены так, что некоторые из них лучше реагируют, когда входы равны между двумя ушами, а другие предпочитают разные проценты силы звука в левом и правом ухе. Эти нейроны делают упорядоченные проекции в слуховую кору, где слуховая локализация затем представляется положением на поверхности коры.

Интерауральная разница во времени

Местоположение источника звука также влияет на относительное время, за которое звуки достигают двух ушей. Большинству из нас знакомы подсчеты секунд с момента, когда мы видим молнию, до момента, когда мы слышим гром,

разница между которыми составляет 5 с на каждые 1,6 км. Другими словами, скорость звука составляет примерно 343 м в секунду, или 0,3 м в миллисекунду. Если ширина головы человека (очень приблизительно) равна примерно 15 см (0,15 м), то разница во времени прибытия сигнала в каждое ухо от источника, находящегося прямо по одну сторону, составляет около половины миллисекунды.

Учитывая, что потенциал действия длится около одной миллисекунды, вы можете подумать, что слуховая система не может различить разницу в половину миллисекунды. Но она это может! Время поступления звука кодируется слуховыми волокнами, так как они выпускают сигнал при конкретном пике давления звуковой волны, которая, конечно, задерживается между двумя ушами.

СЛУХОВАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ У СИПУХ

Совы-сипухи обладают настолько точной слуховой локализацией, что, ориентируясь на один звук движения мыши, могут обнаружить и поймать ее в полной темноте. Из-за этой их способности сипух использовали в ряде лабораторных опытов в качестве моделей для изучения нейронных механизмов локализации звуков. Исследователи обнаружили, что, помимо других вещей, уши сов не являются симметричными, а расположены так, что существует большая разница в обработке звуков ушами в зависимости от высоты и азимута.

Декодирование интерауральной разницы во времени является тонким процессом. Длина пути аксонов двух кохлеарных ядер из левого и правого уха к верхнему оливарному ядру и четверохолмию несколько различается. Пути к находящимся там нейронам от двух сигналов, поступающих в одно и то же время, будут равны, если источник сигнала находится либо непосредственно спереди, либо сзади. Нейроны, получающие входы по немного более длинному пути из левого, чем правого, уха, лучше всего реагируют, если звук располагается пропорционально ближе к левому, а не правому уху, так что спайки приходят в одно и то же время. Расстановка нейронов с различной длиной пути образует линейную карту нейронов, каждый из которых предпочитает немного другое направление. Эта карта также проецируется в слуховую кору в упорядоченном виде, так что положение представляет горизонтальное направление.

Обнаружение высоты

Поскольку голова расположена вертикально, нельзя использовать бинауральную разность сигналов между двумя ушами для оценки высоты. Вместо этого оценка высоты зависит от характеристик частотного отражения ушной

раковиной или внешним ухом (см. выше раздел “Ухо: улавливание и расшифровка звуковых волн” и рис. 6.1).

Сложная форма ушной раковины служит и частотным фильтром, когда она отражает звук, связанный с рельефом. Почти все звуки в окружающем мире состоят из многочисленных частот, находящихся в определенных соотношениях, с которыми вы познакомились. Градус, на который ваша ушная раковина искажает звук, сообщает вашей слуховой коре о высоте источника звука.

Я вас не слышу: глухота и тиннитус

В слуховой системе как и в любой другой, тоже что-то может пойти не так. Сбои в ней варьируются от существенных, таких как полное отсутствие слуха, до просто раздражающих, таких как периодический звон в ушах. В этом разделе подробно рассказывается о двух состояниях (потере слуха и тиннитусе), оба могут варьироваться от легкой до тяжелой формы.

Потеря слуха

Глухота (или частичная глухота) может быть врожденной (существующей с рождения) или же возникшей в результате болезни либо повреждения уха от громких шумов. В отличие от приобретенной, врожденная глухота встречается редко, реже, чем у одного из 1000 новорожденных. Примерно четверть случаев врожденной глухоты обусловлена внутриутробными пороками развития уха; остальные причины врожденной глухоты неизвестны.

Причины приобретенной глухоты выделить легче. Глухоту могут вызвать сложные внутренние ушные инфекции, разрушающие три кости среднего уха или нарушающие их работу. В таких случаях возникает так называемая *проводящая потеря слуха*, при которой звуковые колебания не передаются механически от барабанной перепонки в улитку. Отосклероз, рост губчатых масс на костях среднего уха, — приводящее к потере слуха наследственное заболевание, обычно начинающееся в возрасте от 15 до 40 лет. Несколько чаще он встречается у женщин, чем у мужчин. Материнская краснуха (немецкая корь) может вызвать рождение глухих детей в результате повреждения уха вирусом.

Ряд инфекций, а также неизвестные причины могут привести к *болезни Меньера*, частичной потере функции слуха и вестибулярной (балансовой) дисфункции из-за общего поражения улитки и участвующих в равновесии полукружных каналов возле нее.

Помимо связанного с возрастом снижения высокочастотной чувствительности (*presbycusis*, наблюдаемого почти у всех, особенно мужчин), наиболее частая причина потери слуха — повреждение барабанной перепонки или

слуховых волосковых клеток. Барабанная перепонка может быть повреждена проникающими внутрь слухового канала предметами или при высоком давлении, например во время погружения в воду на большую глубину. Громкий шум может необратимо повредить слух, уничтожив слуховые волосковые клетки. Чем громче шум, тем меньше времени требуется для потери слуха. Например, для повреждения слуха на работе от воздействия шумной внешней среды могут понадобиться десятилетия, но его можно потерять от одноразового воздействия очень громких звуков, например стоя рядом с усилителями на рок-концерте. Повреждение слуховых волосковых клеток является необратимым, но для восстановления какого-то процента слуха в улитку вставляют слуховые протезы, которые с помощью электричества стимулируют кохлеарные волокна.

В каком ухе звенит, или Тиннитус

Тиннитус — это перцепция звона в ушах. Хронический, тяжелый тиннитус является одним из наиболее психологически изнурительных заболеваний, которое, как сообщают, приводит некоторых больных к злоупотреблению наркотиками и даже к самоубийству. Тиннитус имеет несколько причин: ушные инфекции, аллергии, реакции на определенные лекарства и воздействие громкого шума (многие рок-музыканты страдают тиннитусом).

Так называемый *объективный тиннитус,* который возникает из-за мышечных спазмов в ушах, может быть обнаружен ЛОР-врачами с помощью специальных инструментов, которые выявляют реальный шум. *Субъективный тиннитус* может возникать по многим причинам, но часто ассоциируется с потерей слуха.

Существует несколько универсальных эффективных методов лечения тиннитуса, но иногда в крайних случаях пациенты носят шумовые наушники, маскирующие тиннитус путем создания электронно-генерируемого белого шума, приносящего некоторое облегчение. В редких случаях некоторые пациенты выбирают хирургическое лечение, при котором хирург *удаляет* (разрушает) часть слухового нерва для облегчения, но это также снижает нормальный слух. Тиннитус может внезапно появляться, а затем через несколько месяцев исчезать.



Глава 7

Запахи и вкусы

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- » Что такое обоняние
- » Механизмы обработки вкуса
- » Взаимосвязь между обонянием и вкусом
- » Что может пойти не так с этими органами чувств

Выпустите собаку из дома, и вы сразу поймете, что она живет в мире запахов. Она будет бегать вокруг по сложной схеме, принюхиваясь, двигаясь и снова принюхиваясь. Через минуту ваша собака будет знать, какие другие живые существа были в вашем дворе, что они делали, и, вероятно, когда они это делали. Собаки и другие млекопитающие живут в мире запахов, большинство из которых неразличимы для нас, людей. Нос собаки содержит порядка одного миллиарда обонятельных рецепторов — приблизительно столько же, сколько нейронов во всем их мозге. Люди должны обходиться примерно 10 миллионами (сотой долей рецепторов собак), которые проецируют в мозг, перегруженный другой, в основном зрительной, информацией.

Если такие органы чувств, как зрение и слух, распознают энергию (световые фотоны и звуковые волны), органы *обоняния* распознают находящиеся во внешнем мире реальные субстанции. Еще одним органом чувств, работа которого состоит в распознавании субстанций, является вкус, служащий воротами удовольствия/боли в организме, он поощряет нас поглощать сладкие и иногда соленые субстанции, которые обычно необходимы для питания, и останавливает от поглощения горьких и большинства кислых субстанций, которые могут быть токсичными или испорченными. Вкусовые рецепторы делятся на четыре типа и находятся в основном на языке. Но распознавание

сложных, относящихся к *ароматам* вкусов требует одновременной работы обоняния и вкуса (например, если вы будете вдыхать запахи таких субстанций, как вишня, шоколад или кофе, вам будет трудно различить их, не прибегая ко вкусу).

Ощущения вкуса, как и других органов чувств, передаются через таламус в кору, но обоняние — единственный из органов чувств, проецирующий прямо в кору, минуя таламус. Неталамическое ощущение обоняния вызывает поведение, причины которого нами не осознаются, как, например, отдельные аспекты сексуального влечения. Эта глава объясняет, как работают эти органы чувств.

Что такое запах?

Каким бы ни был ваш нос — широким, курносым, греческим или орлиным, он участвует как в дыхании, так и в обонянии. Он фильтрует, нагревает и увлажняет воздух, которым вы дышите, и анализирует его на предмет запахов.

Этот анализ начинается с обонятельных рецепторов, расположенных на верхней стенке полости вашего носа (рис. 7.1). Нейроны обонятельных рецепторов имеют реснички, вклеенные в слизистую оболочку, которой выложены верхние стенки полости носа. Это так называемая *обонятельная слизь*. У ресничек есть рецепторы, которые реагируют на различные запахи.

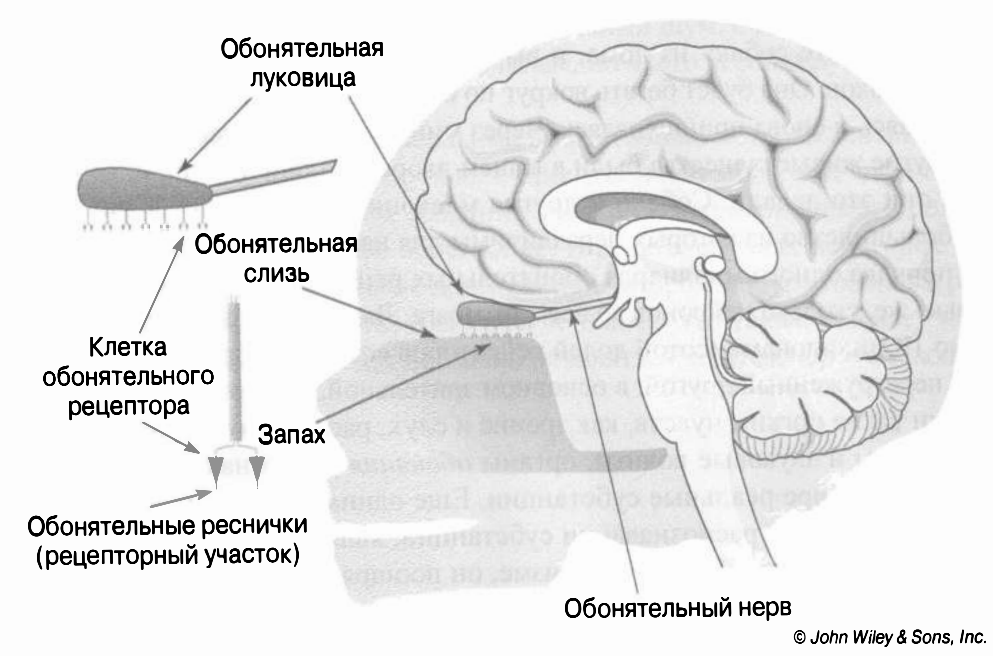


Рис. 7.1. Рецепторы обоняния: мир как поток запахов



Обонятельные рецепторы взаимодействуют с нейромедиаторами так же, как и другие метаботропные рецепторы (см. главу 3), но в отличие от последних запускают остальную часть процесса, связываясь с молекулами внешнего мира. Во всем мозге нейронная передача включает пресинаптический нейрон, высвобождающий нейромедиатор, который геометрически вписывается в часть постсинаптического рецептора. В метаботропных рецепторах это связывание вызывает каскад второго мессенджера внутри клетки, который приводит к высвобождению внутриклеточных мессенджеров, которые в свою очередь связываются с другими рецепторами и открывают другие каналы. В органах обоняния есть более тысячи обонятельных рецепторов, которые реагируют на запахи из внешнего мира и активируют нервную систему. Большинство обонятельных рецепторов живут всего несколько недель или месяцев и постоянно заменяются. Это первый известный пример нейрогенеза у взрослых (генерации новых нейронов во взрослой нервной системе), который происходит и в гиппокампе.



Обоняние представляет собой связывание молекул из внешнего мира с определенными типами рецепторов, результат этого связывания затем анализируется мозгом. Каждый из приблизительно 1000 разных типов обонятельных рецепторов реагирует на множество разных запахов, и каждый запах связывается с разными подгруппами этих рецепторов. Таким образом, каждый запах имеет уникальную *подпись активности рецептора*. Мозг идентифицирует запах, исходя из этой подписи. У всех млекопитающих, менее визуально доминированных, чем люди, бóльшая часть мозга занята обработкой запахов.

Сортировка в обонятельной луковице

У человека насчитывается примерно 10 миллионов обонятельных рецепторов, составляющих порядка 1000 разных типов, которые проецируют в обонятельную луковицу, где находится примерно 1000–2000 разных принимающих зон, называемых *обонятельными клубочками* (*glomerulus*). Тот факт, что количество клубочков приблизительно равно количеству обонятельных рецепторов, не является простым совпадением: большинство клубочков получают входы в основном из одного типа рецепторов. Если бы вы сделали снимок того, что происходит в обонятельной луковице, когда кто-то вдыхает конкретный запах, то увидели бы паттерн активности в клубочках, образующий подпись этого запаха.

Однако этот процесс немного сложнее, чем тот, при котором рецептор А улавливает запах розы, рецептор Б — ароматного пирога, а рецеп-

тор В — грязных носков. Окружающие нас реальные запахи состоят из сложного сочетания запахов. Например, запах чашки кофе содержит по меньшей мере 100 различных видов продуцирующих запах молекул, это означает, что в обонятельных клубочках 100 различных подписей накладываются друг на друга. Другими словами, ваш мозг все же должен произвести небольшую обработку, прежде чем вы узнаете, что пьете.

Разные пути проекций

У обонятельной луковицы есть несколько основных проекций. Эти проекции отличаются от проекций других сенсорных систем тем, что идут сразу в несколько областей коры без ретрансляции через таламус. На рис. 7.2 показана общая схема обонятельных проекций.

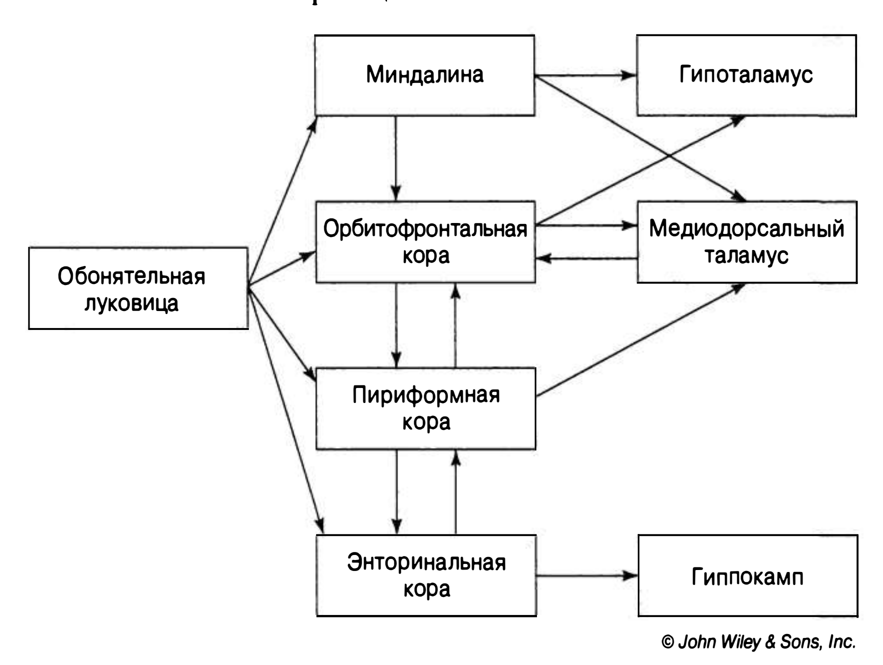


Рис. 7.2. Обонятельная система в мозге

Обонятельная луковица проецирует в следующие области коры.

- **Орбитофронтальная кора.** Орбитофронтальная проекция опосредует сознательное распознавание запахов.

  Области обоняния в таламусе (*медиодорсальный таламус*) можно достичь через релейную проекцию из орбитофронтальной коры, а не прямо из луковицы. Поскольку активность таламуса, как правило, необходима для осознания любого сенсорного входа, этот

непрямой виток должен был появиться, чтобы сделать возможным осознание запахов и привлечение к ним внимания.

» **Пириформная кора**. Проекция в пириформную кору представляет собой древний путь, благодаря которому возможно неосознанное и быстрое распознавание запахов.

» **Энторинальная кора.** Проекции в энторинальную кору, миндалину и гиппокамп позволяют вам запоминать запахи, которые были частью важного опыта. Проекция из миндалины в гипоталамус опосредует гормональные реакции на запахи.

В следующих разделах содержится подробное описание основных путей этих проекций и значения этих путей, по мнению ученых.

Виток между орбитофронтальной корой и медиодорсальным таламусом

Виток между медиодорсальным таламусом и орбитофронтальной корой опосредует внимание и другие сознательные аспекты распознавания запахов.

Многие нейроученые считают, что таламус является одним из центральных регуляторов функций мозга. Он работает регулировщиком в городе, где все дороги пересекаются в центре, поэтому самые срочные сообщения могут поступать из одного места мозга в другое только с помощью управления регулировщика. Наше восприятие включает в себя таламический контроль над тем, какие области мозга взаимодействуют между собой.

Согласно этой идее более примитивные, чем млекопитающие, животные имели сенсорные системы, которые первоначально были разделенными и узко специализированными; визуальные сети опосредовали визуальное поведение, слуховые сети опосредовали реакции на различные звуки, и так далее. Млекопитающие создали новую единую сенсорную систему, которая всегда включала виток между таламусом и определенной областью неокортекса. В этой схеме таламические “ассоциативные зоны” контролировали трафик через различные ядра таламуса конкретно к каждому органу чувств. Эта таламо-неокортикальная система напоминала новый автобан, который соединял крупные развязки высокоскоростными сообщениями, минуя старые дороги и небольшие города.

Различие между обонятельной и другими сенсорными системами объясняется тем фактом, что обонятельная система была уже хорошо развита у ранних млекопитающих. Развивая метафору со скоростным автобаном, представьте себе, что было бы, если такая трасса должна была пересечь крупный город. Специально созданная международная система автобанов обеспечивает четкое и непрерывное сообщение за пределами города, но, если ее проложить внутри города, нужно допустить всевозможные исключения и нестандартные компромиссы. Из-за старой, хорошо отлаженной обонятельной системы мозг должен

был “нарушить” таламический путь с помощью проекций из обонятельной коры назад, в область переключения в таламусе, которая затем проецирует обратно в кору так же, как и остальные органы чувств.

Таламические механизмы переключения и интеграции означают, что, сталкиваясь с огнем, вы видите пламя, слышите треск поленьев и чувствуете запах дыма как единое переживание, которое также включает воспоминание о вкусе чего-то горелого и боль прикосновения к чему-то горячему.

Проекции в пириформную кору и миндалину

Другие важные проекции из обонятельной луковицы ведут в пириформную кору и миндалину.

Один аспект обоняния, отличающий его от других чувств, заключается в том, что очень часто обоняние само порождает эмоциональные реакции. Хотя тревожные картины и звуки также производят эмоциональные реакции, эти реакции составляют меньшую часть нашего нормального визуального и слухового опыта (я надеюсь!). Напротив, б*о*льшая часть запахов вызывает эмоциональные реакции либо моментального отвращения (такие как вонь, испускаемая клопами и скунсами), либо удовольствия (аромат свежих персиков или свежевыпеченного печенья с шоколадной крошкой).

Прямые проекции из обонятельной луковицы в пириформную кору и миндалину, судя по всему, являются частью нейронной сети, которая опосредует поведение приближения (удаления) от запахов. Некоторые виды такого поведения являются врожденными (генетическими). Например, с рождения нам приятны сладкие запахи, в то время как кислые и сернистые вызывают отвращение, как показано в фильме о мимических выражениях новорожденных.

Другим запахам, например сырным, люди обучаются. Вначале дети часто отворачиваются от резкого кислого запаха сыра, но позже приучаются его любить. Обратное происходит, когда мы проглатываем испорченную пищу. Одного подобного инцидента достаточно, чтобы вызвать пожизненное отвращение к ней, даже если она не испорчена. Эти выученные отвратительные запахи связаны с проекциями в миндалину и гиппокамп, которые являются главными организующими память структурами в мозге (см. главу 2 для более подробной информации об этих областях мозга).

Проекции в энторинальную кору и гиппокамп

Во всех, кроме обонятельной, сенсорных системах периферические рецепторы проецируют в таламус и последующие кортикальные области, которые в свою очередь проецируют в такие структуры памяти, как энторинальная кора и гиппокамп. Энторинальная кора является своего рода “предварительным

сортировщиком", начальным обработчиком входов в гиппокамп, который содержит бо́льшую часть действующих ассоциативных синапсов.

Однако обонятельная система сохранила и более старую модель, в которой обонятельная луковица проецирует непосредственно в эти структуры. Этот путь связан с ассоциативными воспоминаниями об универсальных запахах, например гнилостных, но не о таких сложных запахах, как кофе с фундуком или темный шоколад, требующих кортикальной обработки более высокого порядка для определения их идентичности перед тем, как они сохранятся в памяти.

Проекции прямо в миндалину

Миндалина находится прямо перед гиппокампом и выполняет сходную функцию памяти, за исключением того, что специализируется на эмоционально значимых воспоминаниях. Это означает, что (1) миндалина получает входы от таких структур, как обонятельная луковица, потому что некоторые запахи по своей природе имеют сильные эмоциональные аспекты, например человеческие отходы и испорченная пища как часть негативного опыта и сексуальные запахи как часть позитивного опыта. Также это означает, что (2) миндалина сообщается с такими областями лобной доли, как орбитофронтальная кора, которая участвует в инициировании и контроле за видами поведения, являющимися сильно эмоциональными и включающими цепочку вознаграждения в мозге.

Избирательность орбитофронтальной коры

Как упоминалось ранее, нейроны каждого клубочка обонятельной луковицы, как правило, получают входы одного из 1000 типов рецепторов, но каждый из этих рецепторов реагирует на многие запахи. Однако в орбитофронтальной коре нейроны гораздо более избирательны: они лучше реагируют на гораздо меньшее количество запахов, чем обонятельные рецепторы или нейроны клубочков.

Эта кортикальная избирательность обоняния похожа на кортикальную избирательность в других сенсорных системах. Например, в зрительной системе большинство клеток сетчатки и таламуса реагируют почти на любое увеличение и уменьшение света в определенной области, но кортикальные клетки реагируют только на края, имеющие определенную ориентацию, или иногда только на движение в определенном направлении. Визуальная кора, можно сказать, выявляет совпадение выровненных, линейных характеристик. Обонятельная кора, со своей стороны, выявляет совпадение сопутствующих запахов, как, например, узнавание аромата любого конкретного сорта кофе, состоящего, как считается, из ста различных запахов.

Также орбитофронтальная кора участвует в восприятии аромата и в обучении.

» **Создание восприятия аромата.** Нейроны в орбитофронтальной коре создают пары из запаха и вкуса, чтобы выработать восприятие аромата. Объединение этих двух ощущений помогает различать два таких продукта, как шоколад и кофе. Без участия обоняния, когда ваша обонятельная слизь не работает из-за насморка, еда кажется безвкусной и менее аппетитной.

» **Запоминание, какой пищи следует избегать.** Орбитофронтальная кора также играет роль в обучении. Взрослые люди употребляют разную пищу, которая не всегда одинаково приятна детям, о чем знает каждый, кто пытался заставить ребенка есть брокколи или шпинат. По мере взросления с помощью кулинарного опыта люди учатся относиться как к вполне приятным ко многим продуктам, ранее казавшимся им невкусными. Но одного неудачного опыта бывает вполне достаточно, чтобы научиться не употреблять определенную пищу, которую, возможно, мы когда-то любили. Это работает потому, что орбитофронтальная кора кодирует специальное представление о пище, включающее ее запах и вкус, и это представление в миндалине соединяется с неприятным опытом боли в животе или чем-то еще похуже. Дальнейшее столкновение с неприятной пищей будет запускать это воспоминание в миндалине и орбитофронтальной коре, программирующее как негативную эмоциональную реакцию, так и само избегание.

Следующий раздел “У вас хороший вкус” объясняет чувство вкуса более подробно.

ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ ФЕРОМОНЫ: МИФ ИЛИ ЗАБЛУЖДЕНИЕ?

Всем хорошо известно, что запах сильно влияет на сексуальное поведение. Менее известно то, что в большинстве случаев запах участвует бессознательно. Например, запах привлекает внимание к противоположному полу, даже если мы вообще не осознаем его влияния (хотя использование духов делает связь между запахом и притяжением более очевидной). Давно известный факт, который был недавно подтвержден экспериментами, говорит о том, что у женщин, живущих в тесном физическом контакте, наблюдается тенденция к бессознательной синхронизации менструальных циклов при помощи запаха.

Нос содержит еще один орган обоняния, находящийся возле вомерной кости, — *вомероназальный орган*. Возможно, он содержит рецепторы, улавливающие сексуальные запахи человека, которые бессознательно обрабатываются в таких структурах лимбической системы, как миндалина, и которые влияют на ранее упоминаемое сексуальное поведение.



Традиционным биологическим термином, обозначающим запах, влияющий на специфическое для данного вида межличностное общение, является *феромон*. Существуют некоторые (хотя и уменьшающиеся) разногласия об использовании этого термина применительно к человеческому одоральному общению. Первый аргумент в споре — биология. До недавнего времени считалось, что у людей нет вомероназального органа (на самом деле есть). Вторая причина более философская или политическая: можно ли применять этот термин, предназначенный для обозначения опосредованного поведения у животных, к человеку?

Независимо от применяемого термина, у людей существует одоральное общение с использованием запахов, подобных тем, которые используются животными (именно поэтому духи часто изготавливают из экстрактов половых сальных желез животных), и эти запахи действуют на рецепторы в аналогичных структурах, имеют аналогичные центральные проекции и приводят к бессознательным поведенческим эффектам.

У вас хороший вкус

Одной из причин успеха человеческой эволюции является то, что человек всеяден. На земном шаре люди едят практически все, что имеет питательную ценность. Для этого люди должны уметь отличать нетоксичные растения от токсичных, спелые фрукты от неспелых и свежее мясо от испорченного. Так как вы дегустируете то, что уже находится во рту, и вы вот-вот готовы его проглотить, вам нужно произвести это распознавание быстро и точно.

Вкус, как и другие чувства, начинается с набора рецепторов. Эти рецепторы находятся на языке в структурах, называемых *сосочками* (рис. 7.3). Сосочки выглядят как маленькие шишечки на языке, которые вы действительно можете увидеть (и, вероятно, потратили на это какое-то время, когда были моложе!).

Сосочки бывают четырех типов: нитевидные, грибовидные, листовидные и желобовидные. За исключением нитевидных, все другие виды сосочков (в совокупности называемые *вкусовыми почками*) содержат рецепторные клетки вкуса; вы можете найти их на кончике, по бокам и на тыльной стороне языка. Вкус начинается в этих местах. Центральная часть языка почти исключительно содержит нитевидные сосочки; в них нет вкуса (нитевидные сосочки выполняют механическую функцию у некоторых видов животных, использующих грубый язык для перетирания проглоченной пищи).

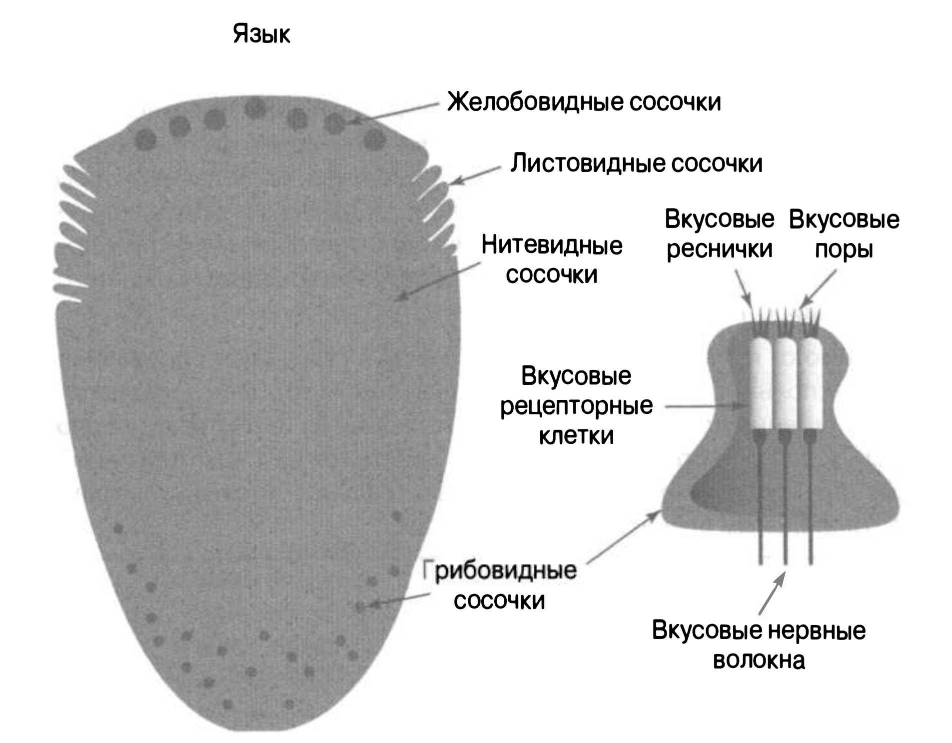


Рис. 7.3. Язык и его вкусовые рецепторы

Распознающий язык: четыре основных вкуса

У каждой вкусовой почки есть от пяти до десяти вкусовых клеток, которые вырабатывают реснички, обнаруживающие вкусовые вещества.

Общее количество вкусовых клеток во всех вкусовых рецепторах составляет около 10 000, и большинство вкусовых почек имеют рецепторы для нескольких вкусов. Вкусовые клетки живут всего несколько недель и постоянно заменяются. "Основные" вкусовые ощущения включают основные вкусы: сладкий, соленый, горький и кислый, плюс пятый основной вкус — *умами*, недавно добавленный исследователями, которые обнаружили для него специальный тип рецептора. Этот рецептор особенно хорошо реагирует на L-глутамат аминокислоты. (Слово "умами" происходит от японского слова, означающего "пикантный и приятный вкус".) Примером умами является мясной, похожий на глутамат натрия вкус. Рецепторы умами, как и рецепторы других четырех "классических" вкусов, расположены вдоль всего языка и представлены в трех конфигурациях вкусовых почек (нитевидных, грибовидных и желобовидных).

Возможно, также есть рецепторы CO_2, которые активируются газированными жидкостями.

Идея о сильной региональной специализации языка в отношении конкретных вкусов (т.е. что вы ощущаете сладкие вкусы одной областью языка, кислые — другой, а соленые — третьей и т.д.) широко распространилась из-за неправильного перевода статьи известного немецкого психофизика Эдвина Г. Боринга на рубеже XX века. В действительности, как я упоминал ранее, у большинства вкусовых почек есть рецепторы для нескольких вкусов. Тем не менее при более тонком подходе некоторые доказательства указывают на *относительно* повышенные ощущения сладкого вкуса на передней части языка и горького на задней со значительной индивидуальной вариативностью даже в этой тенденции.

Сладкое

Сладкий вкус опосредуется с помощью рецепторов, которые реагируют на сахар — источник энергии для метаболизма. В ходе человеческой эволюции получение достаточного количества энергии, скорей всего, было основным требованием к пище, и люди генетически запрограммированы любить вкус сахарозы и других сахаров. На самом деле многие вкусовые рецепторы человека реагируют на сахар. Поедание такого количества сладких продуктов, которое можно найти сегодня, вероятно, устроило бы многих наших далеких предков, но на сегодняшний день обильные запасы сладкой пищи подтолкнули большинство из нас к ограничениям и диетам, в противном случае нам грозит ожирение.

Соленое

Другим, ограниченным в естественной природе, ресурсом является соль (NaCl), которая входит в ионный состав всех жидкостей нашего тела. Как и в случае со сладким, большое количество рецепторов вкуса почти исключительно реагируют на соль. Однако и другие соли, например хлорид калия (KCl), также активируют эти рецепторы. Врожденное стремление людей к соли в сочетании с ее полной доступностью сегодня легко может привести к ее чрезмерному потреблению, которое иногда заканчивается гипертонией и другими проблемами со здоровьем.

Кислое

Кислый вкус в действительности является способностью обнаруживать кислотность, поэтому кислые рецепторы реагируют на ионы H+. Поскольку кислотность может быть как характеристикой вполне приятных продуктов



(например, квашеной капусты и лимонов), так и характеристикой, которая указывает на испорченность (например, скисшее молоко), реакция на кислый вкус довольно сложная и зависит от обучения.

Горькое

Горечь, как и кислота, иногда, но не всегда, является признаком пищевой токсичности или незрелости. Веществом, которое лучше всего иллюстрирует горький вкус, является хинин. На собственном опыте мы узнаём, что следует избегать некоторых продуктов с горьким вкусом, в то время как другие продукты могут быть намеренно приправлены небольшим количеством горечи и казаться нормальными. Некоторые аспекты пряного вкуса могут вызывать реакцию легкого жжения, потому что передаются путем активации тройничного нерва.

Отправка вкусовых сообщений в мозг: вкусовое кодирование

Как я уже говорил ранее в этой главе, существует около тысячи различных типов обонятельных рецепторов, которые проецируют в специальные для этих рецепторов области обонятельной луковицы. Ситуация со вкусом проще в том смысле, что есть всего пять основных вкусов. С другой стороны, проекция в мозг различных типов вкусовых рецепторов не приводит к специализации областей по рецепторному типу.

Проекция в мозговой ствол через барабанную струну и языкоглоточный нерв

Как было сказано выше, каждая вкусовая почка имеет несколько (от пяти до десяти) вкусовых рецепторных клеток, большинство вкусовых почек содержат по меньшей мере один из пяти основных типов рецепторов.

Клетки вкусового рецептора проецируют в область мозга, называемую *ядром солитарного тракта* (ЯСТ) в продолговатом мозге (рис. 7.4), через два разных нерва.

- **Барабанная струна** несет вкусовое сообщение из большей части передней половины языка (в основном от грибовидных сосочков).
- **Языкоглоточный нерв** несет сообщения от листовидных и желобовидных сосочков и нескольких задних грибовидных сосочков.

Нет четкой разницы в функциях этих двух путей. Вероятно, вкусовые рецепторы возникли из более общих соматосенсорных рецепторов, которые иногда проецировали с помощью различных нервов из передней и задней части языка.

Таламус
Лобно-теменная покрышка
Постцентральная извилина
Островковая доля
Глоссфарингеальный нерв
Ядро солитарного тракта (ЯСТ)
Нерв барабанной струны

Рис. 7.4. Центральные проекции вкусовых путей

Распределенное или маркированное линейное кодирование

Каждый аксон нерва барабанной струны получает входы из нескольких клеток вкусовых рецепторов. Нервные волокна, отличающиеся особой селективностью, например некоторые солевые волокна, получают входы почти исключительно из рецепторов соли. Другие волокна барабанной струны получают смесь входов из разных типов рецепторных клеток, так что представляют другие вкусы при помощи паттерна сигналов, проходящих по волокнам.

Другими словами, сообщения, передаваемые каждым волокном барабанной струны, можно считать либо *маркированными линиями* (например, они реагируют только на соль), либо *распределенными* (реагируют на множество вкусов, распределенных по многим волокнам).

» **Распределенное кодирование.** Большой процент вкусовых рецепторов реагирует до определенной степени на сладкое, соленое, кислое и горькое, позволяя высшим центрам мозга определять вкус из соотношений рецепторной активации, распределенной на множество рецепторов.

» **Маркированное линейное кодирование.** Некоторые рецепторы соленого и до какой-то степени сладкого, по-видимому, очень специфичны, поэтому наш мозг может рассматривать активацию этих маркированных линейных рецепторов как отвечающую сладкому или соленому.

Идея сигнального волоконного кода вращается вокруг того, что клетка в мозге может "узнать" о вкусе, исходя из сигналов в любом конкретном волокне. Например, некоторые из солевых волокон достаточно эксклюзивны в своих реакциях на соль, так что вы можете интерпретировать скорость сигнала потенциала действия как маркированное линейное сообщение о количестве присутствия NaCl (или аналогичных солей, например KCl). Но в распределенном коде волокна барабанной струны реагируют широко, и вы не можете интерпретировать сигнал как любой отдельный вкус без сравнения сигнала в одном волокне с сигналами, возникающими в других волокнах. Нейроны в коре, куда эти волокна в конечном итоге проецируют, выполняют это сравнение и делают возможным одновременно тонкую и сложную идентификацию вкуса. Эта информация комбинируется с ощущением обоняния для сложного ощущения вкуса, называемого *ароматом*.



Другие сенсорные системы используют как маркированные линии, так и распределенные стратегии кодирования. Уникальным во вкусе является то, что комбинация существует в одном и том же нерве.

Идентификация и запоминание вкусов

Сигналы вкусовых клеток поступают в мозг несколькими разными путями (см. рис. 7.4).

» Рецепторы в передней и боковых частях языка проецируют через нерв барабанной струны.

» Рецепторы в задней части языка (в основном желобовидные и некоторые листовидные рецепторы) проецируют через языкоглоточный нерв.

» Несколько вкусовых рецепторов во рту и гортани проходят через блуждающий нерв. (*Примечание*: данных рецепторов вкуса очень мало по сравнению с рецепторами на языке, поэтому я не обсуждаю их подробно.)

Все три этих нерва проецируются в *ядро солитарного тракта* (ЯСТ), расположенное в продолговатом мозге. Вкусовые нейроны в ЯСТ получают другие входы, которые модулируют их сигналы, связанные с насыщением. Например, после поедания сладких субстанций в течение какого-то времени уменьшаются реакции чувствительных к ним ЯСТ-нейронов, которые в свою очередь уменьшают количество удовольствия, которое вы получаете от продолжения поедания этих субстанций (коротко говоря, это одна из причин, по которой вы можете съесть только небольшую горку шоколадных батончиков, а потом ваш организм скажет "стоп!").

ЯСТ проецируются во вкусовую часть таламуса, *вентропостеромедиальное ядро таламуса* (ВПМ). Через обратные связи между этой таламической областью и областями кортикальной обработки вкуса осуществляется осознанность вкусовых ощущений. Повреждения в ВПМ-ядре могут вызывать, например *агевзию* — потерю вкуса.

ВПМ-ядро таламуса проецируется в две области неокортекса: *островок* и *лобно-теменную покрышку* (см. рис. 7.4). Они считаются "первичными" кортикальными вкусовыми зонами. Островковая доля представляет собой отдельную небольшую кортикальную долю на стыке теменной, лобной и височной долей. Лобно-теменная покрышка лежит чуть выше островка. Эти две основные вкусовые области являются эволюционно старыми и встроенными в комплекс корковых сетей, на которые также влияет обоняние и зрение, и которые, по-видимому, участвуют в насыщении, боли и некоторых функциях гомеостаза.

Островок и лобно-теменная покрышка проецируют в орбитофронтальную кору, где также соединяются с обонятельными сигналами для определения *аромата* — сложного "вкуса", получаемого из комбинации вкуса и запаха. Они также проецируются в миндалину, которая опосредует память эмоционально значимых переживаний. Миндалина проецирует обратно в орбитофронтальную кору.

При взаимодействии с миндалиной кортикальная сеть позволяет вам связывать вид, запах и вкус очень специфичных продуктов с вашим опытом до и после их дегустации. Затем ваш пищевой опыт программирует ваши пищевые предпочтения и по-разному вызывает голод от вида или запаха еды.

Роль обучения и памяти в ощущениях вкуса и обоняния

Итак, как вы научились любить этот горький чили, который застрял у вас в горле, когда вы проглотили первую ложку супа с приправой? Маловероятно,

что человеческий род так долго эволюционировал, чтобы иметь специфическую тягу к перцу чили "Пять пожаров" от шеф-повара Панчо. Напротив, даже если вы и почувствовали поначалу пылающий острый вкус, после нескольких глотаний ваши рецепторы адаптировались (или умерли!), и вы нашли его аромат (комбинированное переживание вкуса и запаха) довольно приятным.

Кора искусна в модификации полученной из опыта нейронной активности для улучшения обнаружения и различения. Если ученые записали бы нейроны в вашей орбитофронтальной коре, когда вы ели этот чили (что было сделано с обезьянами, но, конечно, когда они ели что-то другое, а не чили), то увидели бы, что сигналы нейронов возросли до спаренных соединений между специфичным вкусом и запахом "Пяти пожаров". И если новичок в соусе чили, возможно, не отличит "чили Панчо" от другого чилийского чили, постоянный фанат Панчо незамедлительно уловит разницу.



Еда — это не только дело обоняния и вкуса. Текстура пищи, воспринимаемая с помощью механорецепторов при жевании, является важным компонентом наслаждения едой. Это одна из причин, по которой люди, с рождения лишенные способности ощущать вкус и запах, продолжают наслаждаться едой, и по которой внимание к текстуре и манипуляциям с ней является частью тарифа всех ресторанов высокой кухни (в главе 4 приведено больше информации о механорецепторах).

Проблемы со вкусом и нарушение обоняния

Мы часто воспринимаем ощущения вкуса и обоняния как нечто должное. Как уже упоминалось ранее, когда у нас насморк и заложен нос, наше обоняние, а вместе с ним и чувство аромата (сочетание вкуса и запаха) могут оказаться под угрозой. Однако отсутствие аппетита при болезни в течение долгого времени не будет полезным, так как, чтобы жить, нам нужно регулярно питаться. В некотором смысле все мы зависим от пищи, что обычно хорошо и полезно (если мы можем контролировать себя рядом с буфетной стойкой).

Слабое или отсутствующее обоняние

Люди различаются по своим способностям обнаруживать и распознавать запахи. Как правило, у женщин обоняние лучшее, чем у мужчин. Люди с шизофренией часто обладают какими-то недостатками обоняния (исследователи считают, что это связано с общими нейронными проблемами в лобной доле). Однако у некоторых людей вообще нет обоняния — так называемая *аносмия*.

Одни люди рождаются без обоняния, а другие могут потерять восприимчивость к отдельным или всем запахам в результате повреждения головного мозга или слизистой обонятельной оболочки. Например, к этому может привести постоянное воздействие вредных веществ, которые повреждают слизистую ткань.

Также есть люди, у которых с рождения отсутствует ощущение вкуса (*агевзия*), хотя полное отсутствие вкуса встречается крайне редко. Более распространенным является очень слабое ощущение вкуса (*гипогевзия*), которое также может быть вызвано повреждением обонятельной слизистой оболочки (в этом случае аносмия приводит к гипогевзии из-за связи запаха со вкусом). Гипогевзия как врожденное состояние также встречается редко, но может возникнуть в результате повреждения нерва (например, нерва барабанной струны) после болезни или травмы. Временная гипогевзия часто сопровождает некоторые химиотерапии рака. В старости, как правило, снижается чувствительность к горьким вкусам. Это дает детям некоторый повод жаловаться, что какие-то блюда с овощами кажутся им сильно переперченными, тогда как родители находят их нормальными.

ТРАНСПЛАНТАЦИЯ ОФЛАКТОРНЫХ НЕЙРОНОВ

Как правило, одни обонятельные рецепторы умирают и тут же заменяются другими в непрерывном цикле, даже во взрослой нервной системе. Это необычно по сравнению с другим сенсорными системами. Например, в органах зрения и слуха нейроны, умершие в сетчатке и улитке, обычно не регенерируются, погибая навсегда. Проводились эксперименты, направленные на пересадку нейронов обонятельной слизистой оболочки (в основном обволакивающих обонятельных клеток — наподобие стволовых клеток в обонятельной системе) в поврежденные участки головного или спинного мозга, в надежде, что они не только восстановятся, но и превратятся в типы нейронов позвоночника или головного мозга и интегрируются в поврежденные нейронные сети. Патент на эту трансплантацию получил профессор Рон Джозеф из лаборатории исследований мозга в Сан-Хосе, Калифорния. Испытания на людях проводились в Португалии и Китае, но большинство попыток в США остались на стадии основных разработок.

Насыщение

Ощущение вкуса модулируется механизмами насыщения. Ученым известны по крайней мере два совершенно разных механизма насыщения. Один из них — центрально-мозговой механизм, а второй производится самими рецепторами вкуса.



В центральном механизме по мере поглощения еды и нарастания насыщения пища, которую вы едите, утрачивает свою желанность. Это явление называется *алиестезия* (“изменение вкуса”) и является механизмом мозга, указывающим на то, что вы начинаете насыщаться. Этот механизм наблюдается при уменьшении отправки сигналов орбитофронтальным нейронам вкуса-запаха в ответ на особый запах субстанции после употребления ее большого количества.

Механизм, который называется *особым сенсорным насыщением*, происходит в самих вкусовых и обонятельных рецепторах. Как правило, он подавляет ваш особый аппетит ко вкусу, который вы едите, действуя более быстро, чем алиестезия.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Некоторые пищеварительные гормоны регулируют аппетит путем воздействия на мозг. Гут-производные гормоны, такие как грелин, инсулин, панкреатический полипептид (ПП) и другие, стимулируют конкретные области гипоталамуса и ствола мозга. Они также изменяют ощущения, передаваемые блуждающим нервом в ядро солитарного тракта (ЯСТ). Гипоталамус получает входы нейронов из мозгового ствола и имеет рецепторы для циркуляции гормонов. Гипоталамус и ствол мозга управляют аппетитом через взаимодействие с более высокими центрами, такими как миндалина и кора.

3

Танцуем: двигательная система организма

В ЭТОЙ ЧАСТИ...

» Как мышцы приводят в движение наши конечности и кровь, а нервная система управляет движением мышц

» Почему спинной мозг выполняет роль микропроцессора, руководящего такими двигательными функциями, как равновесие и управление походкой без сознательного осознания

» Почему управление движением осуществляется иерархически — от планирования высшего уровня в лобной доле до выходов первичной моторной коры в мозговой ствол и спинной мозг

» Почему бо́льшая часть нашей нейронной активности, особенно в вегетативной нервной системе, остается бессознательной и как она влияет на бодрствование и возбуждение



Глава 8

Основы движения

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» **Типы движений**

» **Исследование движений**

» **Как головной мозг, спинной мозг и мышцы работают сообща для купирования расстройств двигательной системы**

Поскольку для выживания необходимо находить пищу, жилье и партнера, избегая хищников и опасностей, в конечном счете задача нервной системы сводится к управлению движением. Все нейронные вычисления (даже абстрактное мышление) занимаются планированием: как получить то, что необходимо, и избежать того, что является опасным или неприятным.

По всей вероятности, нервная система возникла в многоклеточных морских организмах, чтобы координировать движение жгутиков в клетках, рассеянных по внешнему контуру организма. Говоря простым языком, вам нужно не только опускать все ваши весла в воду, но и двигать ими согласованно. У развитых животных движение осуществляется с помощью мышц, которые сокращаются, двигательных нейронов, которые могут давать команды мышцам сокращаться, и нервной системы, которая координирует последовательность и количество сокращений.

Мышцы и мышечные клетки являются эффекторами двигательной системы. Мышечные клетки похожи на нейроны, поскольку имеют специализированные рецепторы и производят потенциалы действия. Нейроны, непосредственно управляющие мышцами, называются *мотонейронами.* Они выходят из спинного мозга, чтобы управлять конечностями, или из черепных нервов, чтобы управлять мышцами головы и шеи. Выходы мотонейронов координируются

нейронными взаимодействиями внутри и между сегментами спинного мозга, а на самом высоком уровне — головным мозгом. В этой главе вы познакомитесь с этими взаимодействиями.

Разные типы движений

Разные типы движений управляются разными типами нейронных сетей.

- **Движения, регулирующие внутренние функции организма,** например работу желудка и кишечные сокращения. В целом вы не осознаете этих движений и не можете произвольно их контролировать.
- **Рефлекторные движения,** такие как уход от болезненных стимулов, производятся с помощью локальных сетей, которые действуют быстрее, чем ваше сознательное осознание. Тем не менее вы можете осознавать рефлекс и подавить его, например, когда держите в течение нескольких секунд ручку чашки с горячим кофе, чтобы не бросить ее на пол и не разбить.
- **Полностью сознательные произвольные движения,** например решение встать со стула, являются результатом "свободной воли" в том смысле, что решения о таких движениях — результат активности, которая является активностью мозга высокого порядка.

Следующие разделы объясняют данные типы движений более подробно.

Движения, регулирующие внутренние функции организма

Вегетативная нервная система (см. главу 2) в целом управляет движениями, которые регулируют функции организма. Большинство этих движений, например сокращения пищеварительной системы, перемещающие продукты питания и отходы, или движение волосков, удаляющих вдыхаемый мусор из вашего носа, никогда не доходят до уровня сознания и не могут сознательно контролироваться. Например, сколько бы вы ни пытались, вы не можете физически ощущать движение ваших волосков, даже понимая умом, как они работают, и не можете заставить их двигаться медленнее или быстрее.

Еще одной функцией, которую вы, как правило, не осознаете, является частота сердечных сокращений. Однако при небольших усилиях вы можете ощутить ритм своего сердца, и, если вы опытный практикующий йог, то можете даже непосредственно управлять им. Дыхание является еще одним в целом не контролируемым движением. В большинстве случаев вы не контролируете

свое дыхание и, как правило, не осознаете, но можете задерживать его, когда ныряете под воду, и достаточно точно контролируете его, когда говорите.

Рефлекторные движения

Рефлекторные движения, как следует из их названия, в основном являются реакцией на какую-то сенсорную стимуляцию. Классический рефлекс состоит в отстранении от болезненного входа. Другими примерами простых рефлексов являются глотательный рефлекс, защищающий вас от проглатывания слишком больших предметов, и дыхательный рефлекс, возникающий, когда ваше лицо опускается под воду.

Тем не менее некоторые рефлексы являются более сложными. Например, если вы не находитесь в состоянии опьянения, вам не нужно тратить много сознательных усилий на сохранение равновесия, когда вы стоите (даже на одной ноге) или ходите по прямой линии. Тем не менее ваше чувство равновесия состоит из следующих элементов.

» **Сенсорный вход из ваших рецепторов растяжения.** Когда вы ходите, мышцы ваших ног в основном контролируются нейронными сетями спинного мозга, задача которых заключается в сокращении нужных мышц в нужном количестве, чтобы держать вас в вертикальном положении или позволять двигаться по прямой линии. Эти сети получают сенсорный вход из рецепторов растяжения в ваших мышцах, суставах и сухожилиях при нагрузках, приложении силы и движении. Существует два вида сенсорных сигналов обратной связи: проприоцепция и кинестезия.

- *Проприоцепция* — это ощущение положения, а *кинестезия* — это ощущение движения. Обе функции опосредуются *рецепторами растяжения*. Эти рецепторы напоминают механорецепторы, такие как тельце (окончание) Руффини (см. главу 4).
- Рецепторы мышечного растяжения (так называемое *нервно-мышечное веретено*) сигнализируют о длине мышц (проприоцепции) и скорости изменения длины мышц (кинестезии). Рецепторы в сухожилиях (соединяющих мышцы с костями), называемые *сухожильными органами Гольджи*, сообщают об общей мышечной силе, тогда как рецепторы в соединительной ткани, например в суставной капсуле, указывают на объем сгибания сустава.

» **Информация о движении, полученная из ваших зрительной и вестибулярной систем.** Информация зрительной системы производится нейронами, которые выборочно отвечают на определенные направления движения. Ваша вестибулярная система состоит из трех полукруглых каналов рядом с улиткой, каждый из которых

реагирует на особое вращательное движение головы, вместе они дают вам ощущение равновесия (когда вы пьете слишком много алкоголя, вы нарушаете этот сенсорный вход о своем состоянии равновесия). В главах 5 и 6 содержится дополнительная информация о ваших зрительной и слуховой системах.

Когда вы ходите, ваш мозг использует преимущества всех эти рефлексов равновесия. При ходьбе вы, как правило, переносите свой вес на одну ногу и наклоняетесь так, чтобы начать падать вперед. Ваша рефлекторная система заставляет вашу вторую ногу вытягиваться и ловить ваш вес так, чтобы вы не упали. Затем вы переносите весь свой вес на эту ногу и снова "падаете". Больше информации о том, как ваше тело координирует это сложное движение, вы найдете в разделе "Вверх по иерархии: локомоция".

Планирование и координация движений

Люди способны производить более разнообразные и сложные последовательности движений, чем любые другие животные, особенно, если учесть тот факт, что большинству выполняемых ими сложных последовательностей движений они обучились.

Итак, почему люди обладают повышенной способностью к сложным последовательностям движений? Ответ можно найти в сравнении человеческого мозга с мозгом других животных. Почти каждый знает, что человек имеет большой объем мозга, особенно относительно размера его тела. Но увеличение мозга не было равномерным. Если вы сравниваете мозг примата (обезьяны, макаки и человека) с мозгом другого млекопитающего, то увидите, что, как правило, мозг примата больше не только относительно размера его тела, но и в соотношении лобной доли к остальной части мозга. Если вы сравните человеческий мозг с мозгом других приматов, то увидите ту же разницу.

Что может означать добавление "лишней" массы лобной доли? Увеличение области лобной доли означает увеличение количества уровней иерархии репрезентации движения. Дополнительные уровни абстракции обеспечивают качественное, а не только количественное преимущество, о чем я расскажу в следующих разделах.



Некоторые ученые считают, что даже язык, решающий фактор в выделении людей из мира животных, развивался буквально рука об руку с ручной сноровкой. Этот аргумент говорит о том, что навык левой стороны мозга, позволяющий нам обучаться сложностям языка, также делает большинство из нас праворукими.

Управление движением: центральное планирование и иерархическое исполнение

Производящие движения сокращения мышц являются результатом выполнения множества разных требований, о которых я уже говорил в предыдущих разделах. Типы движений варьируются от рефлекторных и вегетативных, регулирующих функции тела, до спланированных сознательных движений по осуществлению сложных задач. В следующих разделах я объясню, как работает система управления и нейронные механизмы, лежащие в основе каждого из этих типов движений.

Активация непроизвольных мышечных движений

Функции движения, которые не контролируются произвольно (например, те, которые регулируют работу органов тела), обычно выполняются не поперечно-полосатыми, а гладкими мышцами. Например, находящаяся в стенках кровеносных сосудов гладкая мускулатура позволяет им сужаться и расширяться, помогая сердцу перегонять кровь. Цилиарная мышца глаза расширяет зрачок. Мочевой канал и матка также имеют гладкую мускулатуру.

Находящиеся в гладких мышцах отдельные мышечные клетки связаны между собой щелевыми контактами таким образом, что весь блок гладких мышц сокращается одновременно, скоординированным образом. *Щелевые контакты* — это специальные соединения между клетками, позволяющие отдельным молекулам перемещаться прямо между ними.

Щелевые контакты в мышечных клетках вызывают электрическую деполяризацию в одной мышечной клетке (то, что заставляет ее сокращаться), которая непосредственно распространяется и на соседние мышечные клетки, заставляя их сокращаться согласованно. Это позволяет входам нескольких двигательных нейронов или гормонов вызывать большое синхронное сокращение во всей мышце. Гладкие мышцы, которые не имеют или имеют меньше таких щелевых контактов, делают больше терминалей в иннервирующих их мотонейронах, контролирующих сокращение одиночных клеток, производя более тонкие и дифференцированные паттерны сокращений. Типичным примером гладких мышц со щелевыми контактами являются те, которыми выложены кровеносные сосуды, в то время как гладкие мышцы, контролирующие радужную оболочку глаза (чтобы сузить или расширить зрачок), имеют меньше щелевых контактов и более тонко управляются мотонейронами.

Некоторые гладкомышечные клетки спонтанно сокращаются, поскольку сами клетки создают собственные потенциалы действия посредством

внутриклеточного контроля за их мембранными ионными каналами. Такой тип механизма обычно присутствует там, где есть ритмичные сокращения мышц, например в кишечнике для движения пищи и отходов через пищеварительную систему. Вы можете узнать больше об этой системе в главе 2.

Активация рефлекса отдергивания

Простейшей единицей поведения, которая включает как сенсорный, так и двигательный компоненты, является рефлекс отдергивания. Вы касаетесь чего-то, что вызывает неприятные или неожиданные ощущения, и отдергиваете руку назад еще до того, как ваш мозг достаточно включится, чтобы сказать: "Что это?!" На рис. 8.1 показано, как работает рефлекс отдергивания, когда вы уколете свой палец острой кнопкой (см. главу 2 для описания другого, растягивающего рефлекса).

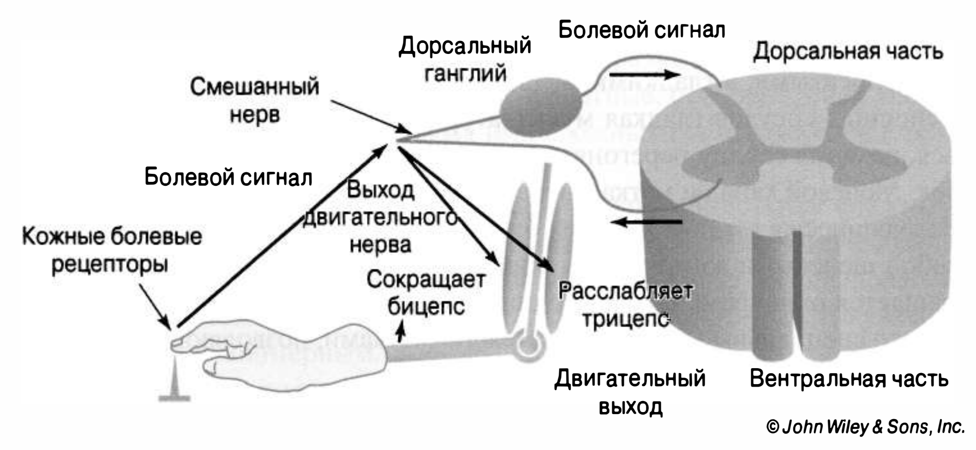


Рис. 8.1. Цикл болевого рефлекса

Рефлекс отдергивания начинается с того, что ваш палец встречается с острым концом кнопки, и проявляется в следующей последовательности событий.

1. **Конец кнопки проникает в кожу и активирует свободные нервные окончания болевых рецепторов.**

   Подробнее о болевых рецепторах рассказывается в главе 4.

2. **Болевые рецепторы через потенциалы действий посылают сообщения по своим аксонам вверх по руке к плечу, а затем к корешку дорсального ганглия, который получает тактильную информацию от пальца.**

   Корешок дорсального ганглия, который получает информацию о прикосновении к пальцу, находится во втором грудном сегменте позвоночника T2.



3. **Аксон болевого рецептора высвобождает нейромедиатор глутамат в серую спинальную область на интернейроны спинного мозга.**

Интернейноны — это нейроны, чьи входы и выходы находятся в пределах одного сегмента позвоночника.

4. **Спинальные интернейроны сообщаются с мотонейронами как бицепса, так и трицепса.**

Почти все произвольные движения контролируются так называемыми *сгибательно-разгибательными парами*, которые представляют собой такие пары мышц, как бицепсы и трицепсы, действующие противоположным образом. Усиливая сигналы своим мотонейронам, рефлекс увеличивает активацию сгибающей мышцы бицепса и одновременно ослабляет сигналы мотонейронам разгибательного трицепса, позволяя этой мышце расслабиться. Эти скоординированные действия вызывают движение в руке.

5. **Аксоны мотонейронов покидают вентральную часть спинного мозга, входят в тот же нерв, что и сенсорный вход за корешком дорсального ганглия.**

Дистальная сторона корешка дорсального ганглия представляет собой смешанный нерв, содержащий оба аксона — сенсорного и двигательного нервов. Сенсорные нервы, идущие к спинному мозгу, называются *афферентными* (название нервов, идущих к центральной нервной системе). Мотонейроны, переносящие сигналы от спинного мозга к мышцам, называются *эфферентными*.

6. **Конечный результат: трицепс расслабляется, а бицепс сгибается, заставляя вас отдернуть руку от кнопки.**

В большинстве случаев интернейроны в задействованном грудном сегменте сообщают о болевом сигнале также другим сегментам спинного мозга, что может привести к скоординированному отдергиванию не только вашей руки, но уколотого пальца и плеча. Если вы действительно напуганы (например, подумали, что это был укус паука), то можете отскочить назад, для чего потребуется активация сгибательно-разгибательных мышц обеих ног. Разумеется, вы также можете с помощью силы воли блокировать рефлекс и надавить пальцем на острую кнопку.



ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Рефлекс отдергивания не зависит от головного мозга и действует до того, как сенсорный сигнал передается в мозг другими интернейронами. Другими словами, вы убираете руку от кнопки, прежде чем почувствовали боль и сказали: “Ой!”

Вверх по иерархии: локомоция

Если реакция на укол пальца — пример скоординированной деятельности спинного мозга, которая происходит в основном в пределах одного спинномозгового сегмента, то локомоция является примером скоординированной

деятельности четырех конечностей, которая в основном управляется изнутри спинного мозга, но распределяется по нескольким спинномозговым сегментам.

В конце XIX века сэр Чарльз Шеррингтон из Кембриджа продемонстрировал опыты на беговых дорожках с кошками, головной мозг которых был отключен от спинного мозга. Эти эксперименты показали, что обратной сенсорной связи от движущейся беговой дорожки было достаточно, чтобы вызвать нормальную походку, которая у подопытной кошки даже переключалась вместе с переключением скорости на беговой дорожке. Другими словами, спинной мозг является высокопрофессиональным периферийным компьютером или процессором для локомоции. Нейронные сети внутри спинного мозга могут продуцировать набор скоординированных колебаний, называемых *центральным генератором паттернов*, для управления чередованием четырех конечностей во время походки.

Коротко говоря, вы решаете, ходить вам или нет, но не *как* ходить. Локомоция — это процесс с использованием многоуровневой иерархической системы управления, в которой сознание контролирует общий процесс, но не манипулирует шагами. Вот некоторые преимущества иерархического управления движением.

» **Эффективность.** Поскольку более низкие уровни заняты деталями, мозгу не нужно обрабатывать сигналы и контролировать каждое отдельное сокращение мышц, чтобы позволить вам двигаться.

» **Скорость.** Весь путь нейронной передачи от всех ваших рецепторов до мозга и назад к вашим мышцам требует времени. Вы сможете двигаться быстрее, если более короткая локальная спинальная сеть будет заботиться о большинстве деталей движения, а мозг будет контролировать общий прогресс, например не собираетесь ли вы натолкнуться на дерево.

» **Гибкость.** Заранее запрограммированная мозгом последовательность сокращения мышц при ходьбе может быть эффективной, даже если и медленной, но она предназначена для ходьбы по ровной поверхности, а что случится, если вы натолкнетесь на яму или зацепитесь за корень? Ваши локальные спинальные рефлекторные нейронные сети научились быстро справляться с такими непредвиденными обстоятельствами за несколько лет обучения ходьбе.


ЗАПОМНИ!

Если центральный генератор паттернов спинного мозга может производить скоординированные чередующиеся движения конечностей при ходьбе, то для чего нужен мозг? Простой ответ: для принятия решений. Как правило, мы не живем на беговых дорожках, поэтому мозг должен решать, нужно ли идти, какой тип походки

> использовать (ходьба или бег) и куда идти. Более того, мы можем танцевать фокстрот или играть в “классики”, т.е. совершать движения, требующие сложной последовательности различных шагов, для которых не существует программы спинного мозга.

Гибкость при прыжках, замираниях и взлетах, объединенных в произвольном порядке, требует большего, чем то, на что способен спинной мозг. Более того, у некоторых животных, например людей и енотов, передние конечности могут делать очень сложные манипуляции, совершенно отличающиеся от тех, которые участвуют в локомоции. Эти сложные манипуляции требуют наблюдения, размышления, работы над ошибками и обучения. Другими словами, они требуют реальной работы мозга.

Использование мозга для сложного двигательного поведения

Большую часть времени крупные коммерческие авиалайнеры летают на автопилоте. Компьютер получает информацию от датчиков о состоянии самолета, например о его высоте и курсе, и сравнивает ее с заданной высотой и курсом. Затем автопилот производит манипуляции с панелями управления самолета (элеронами, подъемниками и рулем), чтобы привести самолет в нужное состояние, несмотря на ветер и другие переменные, стремящиеся отклонить его от курса.

Переключение на автопилот отлично работает, когда вы находитесь на расстоянии более 300 метров над землей или когда несколько минут, требуемых для выполнения коррекции, не составляют проблемы. Гораздо реже автопилот используют во время взлета и посадки, поскольку нужно принимать ежесекундные, зависящие от ситуации решения о таких факторах, как боковой ветер или присутствие другого воздушного транспорта. Во время посадки перепутать 60 метров до земли с 20 метрами не будет считаться приемлемой погрешностью. Когда выключен автопилот, летчик берет на себя прямое управление элеронами, рулями высоты и направления, используя “компьютер” между своими двумя ушами и совершенно другой набор алгоритмов, чем тот, который применяет автопилот для управления воздушным судном.

Точно так же и головной мозг может напрямую контролировать мышцы из спинного мозга. Когда это происходит, последующие действия могут быть намного сложнее и включать планирование, знание и способность адаптироваться к изменяющимся обстоятельствам. Начиная с этой точки, вы выходите за пределы простого рефлекторного поведения. Подробную информацию о сознательных или целеполагающих действиях ищите в главе 10.



Тянуть на себе груз: мышечные клетки и их потенциалы действия

До настоящего момента я предоставил много информации о том, как головной и спинной мозг организуют управление мышцами, но я мало говорил о собственно мышцах — тема, которой я коснусь сейчас. Мышцы — это группы мышечных клеток. Мышцы сокращаются потому, что мышечные клетки сжимаются вдоль своей длины, параллельно продольной оси мышцы.


ЗАПОМНИ!

Наше тело имеет два основных типа мышц: гладкие и поперечно-полосатые. Я подробно рассказал о гладких мышцах, которые контролируются вегетативной нервной системой, в предыдущем разделе "Активация непроизвольных мышечных движений". Произвольные мышцы называются *поперечно-полосатыми мышцами*. Нервная система управляет этими мышцами.

Мышечные клетки являются возбудимыми, чем-то вроде нейронов, это означает, что они могут создавать потенциалы действия. При произвольных мышечных движениях потенциалы действия создаются, когда терминали пресинаптических мотонейронов высвобождают нейромедиатор ацетилхолин, который связывается с постсинаптическим рецептором на мышечной клетке. Область мышечного волокна, где образуются синапсы терминалей аксонов мотонейронов, называется *концевой пластинкой*. Практически вся поперечно-полосатая мышечная нейронная передача у позвоночных животных опосредована ацетилхолином. Ниже описан этот процесс при управлении движением.

1. **После того как пресинаптическая терминаль мотонейрона высвобождает ацетилхолин, он связывается с постсинаптическим рецептором на мышечной клетке.**

   Ацетилхолин связывает рецептор, называемый *никотиновым ацетилхолиновым рецептором*, на мышечных клетках. Никотиновый ацетилхолиновый рецептор представляет собой возбуждающий ионотропный рецептор (см. главу 3).


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Это название не означает, что у рецептора есть привычка курить сигареты. Наоборот, это означает, что никотин является особенно эффективным *агонистом* этого рецептора. Другими словами, никотин, вещество, которое обычно не высвобождается на мышечный рецептор, очень эффективен в производстве тех же эффектов, что и нормальный нейромедиатор (лиганд), ацетилхолин.

Обычно существует одна терминаль аксона мотонейрона для одной мышечной клетки, хотя единичный аксон мотонейрона может разветвляться и активировать многие мышечные клетки.

2. **При связывании ацетилхолина канал, селективный для натрия и калия, открывается в рецепторном протеиновом комплексе.**

   Это создает так называемый *потенциал концевой пластинки,* аналогичный постсинаптическому потенциалу, вызванному возбуждающими связями между нейронами.



ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

   Ацетилхолин не остается постоянно связанным с рецептором мышечной клетки. Если бы это было так, мышцы не могли бы расслабиться и снова сократиться. (Некоторые токсины действительно постоянно связываются с рецептором, вызывая либо постоянную активацию, либо инактивацию; и то, и другое очень плохо.) Типичное время связывания ацетилхолина с рецептором называется техническим термином *аффинитивность*. После того как молекула ацетилхолина выходит из рецептора, молекулы распада (*холинэстераза*) в синаптической щели разрушают молекулу ацетилхолина таким образом, что она не может снова связываться.

3. **Деполяризующий потенциал концевой пластинки открывает потенциал-зависимые натриевые каналы в мышечной клетке, вызывая мышечный потенциал действия**.

   Этот потенциал действия имеет ту же ионную основу, что и нейронный потенциал действия, за исключением того, что он намного более длительный — порядка 5–10 мс.

4. **Потенциал действия активизирует L-тип потенциал-зависимых кальциевых каналов в мембранах мышечных клеток, побуждая структуру внутри мышечной клетки высвобождать кальций**.

   Эта структура называется *саркоплазматическим ретикулумом*.

5. **Данное увеличение внутреннего кальция в мышечной клетке вызывает скольжение миофиламентов актина и миозина друг над другом (рис. 8.2), чтобы сократить перекрытие между ними, заставляя клетку сокращаться по своей длине.**

   Это вызывает реакцию между кальцием и белком *тропонином*, находящимся в мышцах.

   Процесс сокращения мышц использует АТФ (аденозинтрифосфат) в качестве энергетического ресурса. *АТФ* — это универсальная энергетическая "валюта" в клетках для осуществления метаболической активности, требующей энергии.

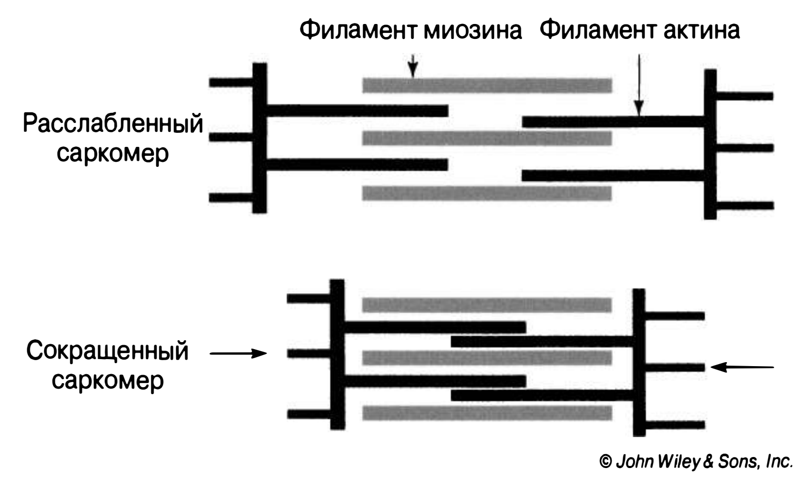


Рис. 8.2. Мышечное сокращение при помощи скольжения миофиламентов



Мышечные клетки растягиваются, поэтому их называют *мышечными волокнами*, и собственно мышца состоит из многих волокон. Сокращение мышцы определяется количеством сокращенных мышечных клеток вдоль ее волокон, которое, в свою очередь, контролируется количеством активированных мышечных клеток (количеством активных синапсов) и скоростью их активации (скоростью сигналов мотонейронов). Сила сокращения также зависит от числа параллельных мышечных волокон. Поэтому число активированных мотонейронов и скорость их активации могут очень точно управлять мышечной силой, чтобы производить мелко градуированные по силе сокращения.

Нарушения в мышцах и мотонейронах мышц

Нарушения двигательного аппарата могут возникать из-за любых повреждений в сложной системе управления. Существуют также заболевания, характерные для мотонейронов или нервно-мышечного узла.

Миастения гравис

Миастения гравис — это заболевание, при котором мышечные рецепторы для ацетилхолина не работают должным образом. Данное заболевание характеризуется слабостью мышц, усталостью и в конечном итоге параличом. Наиболее распространенными формами миастении являются ее врожденные и аутоиммунные формы.

Хотя для этого заболевания не существует эффективных способов лечения, антихолинэстеразные агенты, которые ингибируют способность холинэстеразы уничтожать ацетилхолин, могут усиливать сокращения мышц путем увеличения связывания ацетилхолина с любыми еще жизнеспособными рецепторами. Такое лечение может временно смягчить некоторые симптомы заболевания, но болезнь является прогрессирующей, и в конечном итоге антихолинэстеразные препараты не очень помогают.

Вирусные заболевания мотонейронов: бешенство и полиомиелит

Когда терминали аксонов мотонейронов перерабатывают свою мембрану, чтобы произвести синаптические везикулы, они уязвимы для вирусов, которые могут проникнуть в процессе переработки. Опасность в этом процессе представляют два известных вируса — полиомиелит и бешенство. Данные вирусы входят в терминали аксонов мотонейронов, а затем путешествуют в центральную нервную систему. Вирусы бешенства атакуют другие нейроны, и заболевание часто бывает фатальным, если зараженный человек (или животное) не получает вакцину, стимулирующую выработку антител.

Полиомиелит обычно вызывает разрушение мотонейронов, что, как правило, заканчивается параличом. При небольшом количестве разрушений реабилитация может остановить некоторые виды паралича. Одним из результатов двигательной реабилитации является то, что меньшее количество оставшихся мотонейронов выпускают больше терминалей аксонов и поэтому могут иннервировать больше мышечных клеток для увеличения силы сокращения. Однако недостатком такой реабилитации является то, что случайная гибель мотонейронов, которую достаточно хорошо переносит большинство пожилых людей, делает жертвы полиомиелита полностью недееспособными, поскольку работу по сокращению мышц выполняет гораздо меньшее число мотонейронов.

Повреждение спинного мозга

Повреждение любых участков, контролирующих движение в центральной нервной системе, может привести к параличу, *парезу* (слабости) или *апраксии* (отсутствию двигательного навыка или ловкости). В головном мозге такие нарушения обычно происходят в результате инсультов или травм головы. В позвоночнике такие нарушения обычно являются результатом падений или других травм. В случаях транссекции спинного мозга происходит полный паралич в областях тела, иннервисрованных ниже поврежденного сегмента(-ов) спинного мозга.

Был предпринят ряд попыток в борьбе с тяжелыми травмами спинного мозга. Вот две особо интересные из них.

» **Выращивание аксонов.** Многие исследования в области клеточной биологии строились на предпосылке, что спинномозговые транссекции обычно обрывают аксоны и функцию можно восстановить, если заставить еще оставшиеся в живых аксоны снова прорасти через область транссекции к их начальным целям выходов мотонейронов.

  Особенно удивительной загадкой в таких исследованиях является то, что разорванные периферийные нервы, как правило, *действительно* растут после транссекции, но центральные нейроны — нет, по крайней мере у млекопитающих. У таких хладнокровных позвоночных, как рыбы и саламандры, даже центральные нейроны после транссекции отращивают аксоны. В настоящее время многие лаборатории работают над этой проблемой, и определенный прогресс в данной области, вероятно, можно будет наблюдать уже в ближайшие годы. Обратите внимание, что миелиновая оболочка вокруг периферических нервов состоит из клеток Шванна, но миелиновая оболочкапокрытие вокруг аксонов центральной нервной системы состоит из клеток, называемых *олигодендроцитами*.

» **Механическая стимуляция движения.** Этот инженерный подход к проблеме. Один из методов включает в себя имплантацию решетки записывающих электродов в первичную моторную кору для перехвата команд управления мышцами, и передачу этих сигналов через провода, проходящие через зону транссекции спинного мозга, чтобы с помощью электроники управлять либо самой мышцей посредством прямой ее электрической стимуляции, либо путем стимуляции нижних альфа-мотонейронов (см. главу 2), чьи аксоны оставляют спинной мозг и делают синапсы на мышечных клетках. В данном направлении сейчас ведется много исследований и наблюдается некоторый прогресс.



Глава 9

Еще более четкая координация: спинной мозг и нейронные пути

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Различные типы рефлекторных движений

» Понятие иерархии двигательной координации

» Роль мозжечка в корректировке ошибок движения

Двигательный рефлекс представляет основу иерархии функции центральной нервной системы. В двигательном рефлексе активация рецептора вызывает сокращение соответствующих мышц в ответ на рецепторный сигнал. Одним из примеров является классический рефлекс растяжения, который проверяет врач, слегка ударяя резиновым молоточком по сухожилию вашего коленного сустава. В этом рефлексе удар активирует рецептор растяжения, активность которого обычно проявляется в том, что ваше колено разгибается. Реакция спинного мозга на этот сигнал — активировать мышцу квадрицепса для восстановления желаемого положения конечности, чтобы вы не упали на землю.

Этот рефлекс является прямым путем, которым мозг переводит сенсорный вход в двигательный выход. На этом самом низком уровне рефлексы являются быстрыми и стереотипными: сигналы конкретных *проприоцепторов*

(рецепторов, которые определяют длину мышц или положение сустава) заставляют конкретные мышцы сокращаться. На более высоких уровнях большее количество рецепторов активирует большее количество мышц с помощью более сложных паттернов, действие которых увеличивается во времени и пространстве. На самом высоком уровне можно производить новые, никогда ранее не существовавшие движения с помощью коркового управления.

В этой главе я расскажу о разных типах рефлекторных движений, от самого низкого уровня до самого высокого — локомоции (да, ходьба включает в себя рефлексы), и объясню, почему мозжечок является столь важной частью двигательной системы. Сложные высокоуровневые движения с участием всех конечностей используют нейронные пути управления рефлексами, существующими на более низких уровнях.

Реакция отдергивания: рефлекс разомкнутой дуги

Рефлекс отдергивания относится к рефлексам *разомкнутой дуги*, потому что его целью является не поддержание фиксированного положения, а быстрый выход из существующего положения без определенной конечной целевой точки. Классический рефлекс одергивания происходит тогда, когда кончик вашего пальца касается горячей поверхности, и вашу руку отбрасывает назад. Этот рефлекс находится исключительно в спинномозговой дуге и, по сути, происходит до вашего осмысленного осознания.

Начало рефлекса отдергивания можно охарактеризовать как *баллистическое* в том смысле, что, когда он запущен, его траектория более не контролируется (до самого конца, о чем я расскажу вкратце). Например, если вы касаетесь горячей кастрюли на плите, ваш локоть может непроизвольно опрокинуть салатницу на столе с ней рядом, поскольку движение отдергивания выполняется как единое целое, без внесения изменений (например, остановки, когда ваш локоть контактирует с салатницей).



Хотя начальная стадия рефлекса отдергивания является баллистической, завершающая стадия может ею и не быть. Все мы за свою жизнь преуспели в разбивании достаточного количества салатниц и других предметов, чтобы сдерживать реакции на подобные стимулы. Вы можете легко наблюдать, что сила отдергивания откалибрована тем, насколько болезненным является стимул. Учитывая то, что рефлекс происходит быстро и до вашего сознательного осознания, ясно, что у вас определенно низкий уровень контроля за





точкой остановки. Этот стоп-контроль находится в основном в спинном мозге, но может задействовать и мозговой ствол с мозжечком в случае достаточно продолжительного движения (реально мощный рефлекс отдергивания может включать даже шаг назад с участием ног). Тогда завершение сильного рефлекса отдергивания будет включать в себя одновременную координацию движений нескольких конечностей и паттерны движений, заученные в ходе предыдущего опыта.

Поддержи свою осанку! Рефлексы замкнутой дуги

Общая форма рефлекса состоит в сохранении своего рода динамического гомеостаза, как при адаптации мышечной силы к поддержанию конечности в определенном положении. Поскольку мышцы, когда сокращаются, только увеличивают силу, движение конечностей обычно полагается на активацию противоположно действующих мышечных пар, *сгибателей* и *разгибателей*.

Противоположные силы: мышечные пары сгибателей-разгибателей

Типичным примером пары мышц сгибателей-разгибателей является система бицепса-трицепса, которая двигает нижнюю часть руки в локте (рис. 9.1).

Представьте, что вы хотите согнуть руку в локте примерно под прямым углом. Когда ваша рука находится в этом положении, но не двигается, угол локтя является функцией разных сил, прилагаемых бицепсом и трицепсом (и влиянием силы тяжести, конечно). Когда рука двигается, дополнительные силы возникают из ускорения.

Поскольку вы можете “приказать” своему локтю принять любой угол, вы можете спросить, почему удерживание руки в определенном положении является рефлексом. Вот ответ: пока вы учитесь позиционировать свое тело новым образом (например, изучая пятую позицию в балете или учась держать свои пятки вниз при верховой езде), то обычно не даете сознательных команд своим конечностям касательно того, как поддерживать их положение.

Напротив, позиционная команда приходит в виде сигнала нейронов из первичной (верхней) моторной коры, аксоны которых спускаются вниз по спинному мозгу, пока не достигнут нужного сегмента. Там они делают синапсы на нижних *альфа-мотонейронах*, нейронах, которые реально соединяются с мышцами. Таким образом, сигналы в нейронах моторной коры преобразуются

в сигналы альфа-мотонейронов, которые переводятся в силу сокращения мышц. Обратная связь от проприоцепторов корректирует сигналы альфа-мотонейронов, чтобы сохранить актуальное положение конечности в командной позиции. Эта обратная связь является темой следующего раздела.

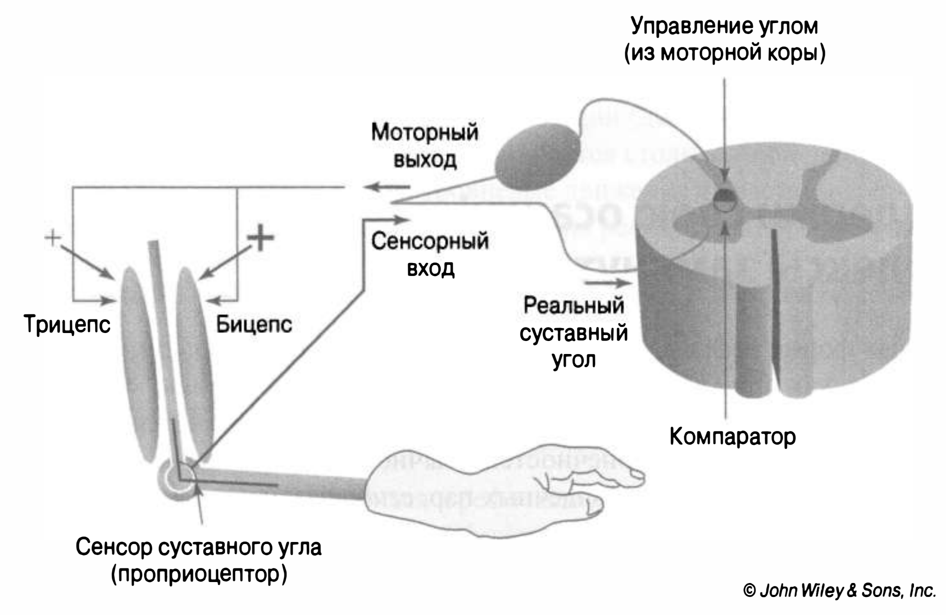


Рис. 9.1. Рефлекс удерживания руки в определенном положении

Определение правильной скорости сигнала с помощью компараторной нейронной сети

Проблемой для головного мозга является то, что он должен определить, какая скорость сигнала в нижних альфа-мотонейронах требуется для приведения вашей конечности в определенную позицию. Получение точного расчета усложняется тем, что в этот момент вы можете держать что-то в руке, утяжеляя конечность, или ваши мышцы могут быть усталыми, а это означает, что они производят для одного потенциала действия не такое количество сокращений, как при норме.

Эта проблема очень похожа на проблему обогревателя в доме. Если обогреватель в вашем доме был бы сконструирован так, чтобы работать постоянно на поддержание определенной температуры, он работал бы хорошо, только если наружная температура никогда не менялась. Когда наружная температура была выше или ниже оптимальной, дополнительное тепло (или холод), добавленные к произведенному обогревателем, делали бы ваш дом слишком жарким (или слишком холодным).

Вместо этого обогреватели управляются термостатами, представляющими собой переключатели, которые закрываются, когда температура падает ниже установленной температуры, но остаются открытыми в противном случае. Если вы устанавливаете термостат на 22°C, а в вашем дом холоднее, обогреватель работает до тех пор, пока не будет достигнута температура 22°C, а затем переключатель термостата открывается, и обогреватель отключается.

Как это связано с мозгом, рукой и мышцами? Выход моторной коры, как и обогреватель, необходимо контролировать для достижения заданного угла руки, это похоже на контроль за температурой. Устройство, подобное термостату, в двигательной системе называется *компараторной нейронной сетью* спинного мозга. Эта нейронная сеть сравнивает нейронные команды моторной коры с сообщением о фактическом положении конечности от проприоцепторов в суставе конечности и действует как переключатель. Если конечность находится под углом меньше требуемого, компаратор пропускает альфа-мотонейроны для увеличения сигнала, чтобы увеличить напряжение в трицепсе (разгибателе) и уменьшить в бицепсе (сгибателе). Если угол больше желаемого, компаратор посылает больше импульсов сгибателю и меньше разгибателю.


ЗАПОМНИ!

Причина, по которой рефлекс положения конечности является *замкнутой дугой*, заключается в том, что компараторная нейронная цепь использует обратную сенсорную связь от проприоцептора, чтобы поддерживать конечность в определенном положении. Этот механизм обратной связи работает независимо от того, вытянута ли ваша рука вперед, согнута ли локтем вверх или вниз и держите ли вы чашку весом в 400 г. Более того, если вы захотите сделать плавное движение рукой, скажем, бросить бейсбольный мяч, вашим нейронам моторной коры нужно только отправить последовательность желаемых положений, а компаратор спинного мозга сделает все остальное.

Компаратор нейронной сети работает даже лучше, чем термостат, потому что термостатами, как правило, нельзя манипулировать для получения сложных колебаний температуры в доме (это только кажется, что можно, когда кто-то в доме думает, что слишком холодно, а другой считает, что слишком жарко и у обоих есть доступ к термостату — и это может стать настоящей проблемой в моем доме).

В большинстве домов теперь температурой воздуха управляет не только обогреватель с термостатом, но и кондиционер, потому что обогреватель может только нагревать воздух, а кондиционер может только его охлаждать. Это похоже на замкнутый цикл системы для пары разгибателей-сгибателей (трицепс-бицепс), которая включает в себя модификацию управления обеими

мышцами. Активация разгибателя вытягивает конечность, в то время как сгибатель уменьшает угол в суставе.



Фактически обе мышцы всегда одновременно частично активируются, даже если и противоположным образом. Одна из причин состоит в том, что реальный человеческий сустав может поворачиваться и даже вращаться вокруг своей основной оси. Все повороты, которые происходят, когда вы вращаете ваш сустав, контролируются путем одновременной активации обеих противоположных мышц с меньшей активацией мышц, контролирующих поворот, и большей активацией мышц, контролирующих основное направление вращения.

Другая, не менее важная, причина активации обеих мышц связана с началом и концом движения с одинаково высокой скоростью и точностью. Когда вы быстро двигаете своей рукой, скажем, вытягивая ее, мышца сгибателя действует как тормоз в конце движения, так что соотношение активаций идет от полной активации для разгибателя в начале движения через некоторую комбинацию сгибателя-разгибателя в середине к полной активации сгибателя в конце, когда вы заканчиваете движение. В конечной точке разгибатель снова активируется, чтобы вы не продолжали движение назад в исходном направлении. Пациенты с тремором, например при болезни Паркинсона, имеют нарушенную систему регулировки, поэтому их конечности дрожат в точке, которая должна быть конечной точкой запланированного движения.

Модулирующие рефлексы: равновесие и локомоция

Другим типом рефлексов являются динамические рефлексы. Динамические рефлексы — это рефлексы, которые систематически меняют заданные точки положения конечности для выполнения упорядоченного сбалансированного движения — локомоции. Это связано не только с изменением набора точек позиционных команд для одной пары сгибателей-разгибателей, контролируемой одним сегментом спинного мозга, но также с координацией многочисленных пар сгибателей-разгибателей во всех четырех конечностях.

Представьте себе иерархию рефлексов. На самом нижнем уровне находится рефлекс отдергивания открытой дуги, где воздействие на болевой рецептор вызывает баллистическое отстранение от источника боли без заданной конечной целевой позиции. На следующем уровне находится рефлекс обратной связи закрытой дуги, в котором кора посылает позиционную команду спинному мозгу,

и нейронная сеть спинного мозга изменяет активацию альфа-мотонейронов, приводящих в движение мышечные пары, чтобы поддерживать конечность в положении, предписанном корой.

Следующий, более высокий, уровень координированного рефлекса — постуральный рефлекс. Обычно мы не думаем о том, что вертикальное положение как-то связано с рефлексом, но на самом деле оно связано с многими рефлексами координации закрытой дуги. Хотя задача остается — сохранять статичное положение. Чтобы стоять неподвижно прямо, вы должны не только держать вытянутыми ноги и прилагать достаточно усилий, чтобы противостоять гравитации, но также должны быть уверенны, что не упадете в какую-то сторону, вперед или назад. Мы, люди, значительно усложнили эту задачу, встав на две ноги, в отличие от большинства позвоночных, оставшихся на четырех. В следующих разделах я рассмотрю постуральный рефлекс и то, как высшие центры контроля используют этот рефлекс для локомоции.

Поддержание баланса: вестибулоспинальный рефлекс

Представьте, что вы неподвижно стоите. Ваша моторная кора использует команды для поддержания вертикального положения. Но на самом деле вы слегка колеблетесь вокруг этого положения, так как то одна, то другая мышца вашего тела устают, или вы слегка наклоняетесь в том или ином в направлении из-за смены направления вашего взгляда. Вы должны поддерживать не только определенные суставы в определенном положении, но и равновесие влево-вправо и вперед-назад, которое может потребовать компенсации в некоторых суставах в *далеко* не типичном положении, чтобы не упасть. Обратная связь равновесия приходит как от вашей зрительной системы, обнаруживающей такие движения, как покачивание, так и от вашей вестибулярной системы.

Вестибулярная система представляет собой набор трех полукружных каналов во внутреннем ухе рядом с улиткой. Эти заполненные жидкостью полости имеют волосковые клетки, подобные тем, что находятся в Кортиевом органе улитки. Но вместо обнаружения звука эти волосковые клетки полукружного канала обнаруживают движение жидкости, вызванное движением головы (вернитесь к главе 6 для информации о внутреннем ухе; полукружные каналы и улитка имеют общее эволюционное происхождение). Три полукружных канала обнаруживают вращение вокруг вертикальной оси: горизонтальной оси вперед-назад и горизонтальной оси от уха до уха соответственно.

Сигналы из полукружных каналов опосредуют рефлекс равновесия, называемый *вестибулоспинальным рефлексом*, который включает в себя передачу через кору и мозжечок (обсуждается далее в этой главе). Вестибулярные сигналы

также объединяются с сигналами из ганглия сетчатки и кортикальных клеток, обнаруживающих движение в направлении, которое фиксирует полукружный канал. Таким образом, системы зрения и полукружного канала работают вместе, чтобы управлять вашей ориентацией и движением в пространстве для равновесия.

Система управления равновесием контролирует мышцы всего вашего тела. Например, если вы начнете наклоняться влево, то в дополнение к активации разгибательных мышц в правой ноге, вы можете выбросить в сторону правую руку, создавая противовес для восстановления баланса. Например, животные, обладающие хвостами, могут использовать их для восстановления баланса, даже находясь в воздухе.

Координация равновесия осуществляется посредством нейронной обработки, которая распределена по всему спинному мозгу, и включает в себя такие структуры ствола головного мозга, как вестибулярные ядра в продолговатом мозге и вестибулоцеребеллум мозжечка. "Простая" кортикальная команда на вершине этой иерархии "стоять ровно" осуществляется с помощью сложной многоуровневой системы распределения, которая заботится о деталях и производит какие-то реакции в быстрых локальных сетях.

Делайте локомоцию

Конечно, каждый из нас хочет что-то делать, кроме как стоять на месте всю свою жизнь. Однако чтобы реально двигаться, необходим другой уровень иерархии, который может производить цикл локомоций, или ходьбу. *Ходьба* — это повторение последовательности движений ног и рук, выполняющих локомоцию. Ходьба, бег, прыжки и подскоки — все это представляет собой разные виды походки — последовательности циклически повторяемых движений.

Основы локомоции

Один из способов понять локомоцию — представлять ее в виде последовательности сменяющих друг друга рефлексов, двигаясь от самого низкого к самому высокому уровню.

- Рефлексы рецепторов связок, которые ощущают ваше положение (называемое *проприоцепцией*; см. главу 8) и контролируют мышцы ног, создавая силу, достаточную для поддержания веса вашего тела, позволяют вам находиться в вертикальном положении.
- Делая шаг, вы наклоняетесь вперед и начинаете падать. Спинальный рефлекс выдвигает вперед ногу, которая несет меньший вес, чтобы остановить ваше падение, и вы делаете шаг.



- Нейронные сети в спинном мозге также контролируют ваши руки и ноги в такой координации, что ваши ноги чередуются друг с другом, и ваши руки чередуются в противофазе к вашим ногам, чтобы левая рука двигалась вместе с правой ногой, а правая рука двигалась с левой ногой. Другие спинномозговые сети позволяют вам компенсировать при ходьбе неровные или скользкие поверхности.
- На более высоких уровнях вы можете даже выбирать разные типы походки. Также вы можете выучить новые движения, например фокстрот, и, попрактиковавшись, стать профессиональным танцором.

Тонкая настройка движений требует выученной координации всем спинным мозгом с центральными мозговыми структурами, такими как мозжечок и моторная кора.

Разная ходьба: спинальные генераторы паттернов

Вы можете выполнять циклические движения в иерархической системе двумя способами: централизованно контролировать последовательность предварительно запрограммированных действий, составляющих цикл движения, или предварительно запрограммировать весь цикл. Для некоторых последовательностей движения вы используете обе стратегии. Когда вы изучаете новую последовательность движений, например танец фокстрот, вы должны сознательно планировать каждый шаг. Если вы хотите сделать шаг вперед левой ногой, вы должны наклониться вправо и вперед, поднять левую ногу и выдвинуть ее вперед, чтобы остановить падение. Ваша заданная точка равновесия сначала мгновенно отменяется кортикальной моторной командой для выполнения наклона, а затем восстанавливается путем выдвижения левой ноги и подхватывания тела в падении. При обучении танцу каждый шаг выполняется аналогичным образом, но ваша лобная доля контролирует последовательность.

Нечто совсем другое происходит при стандартной ходьбе, которую вы всегда используете в своей жизни, например когда идете, бегаете или прыгаете. В этих случаях все виды походки должны быть заучены. Расположение заученных паттернов большинства основных типов походки, ходьбы и бега находится в самом спинном мозге (возможно, с небольшим участием мозгового ствола и мозжечка) и распределяется по сегментам от шейного до грудного отдела, которые контролируют руки и ноги.

Локомоция с чередующимися движениями конечностей

Заученный паттерн походки в спинном мозге основан на том, что исследователи называют *центральным генератором паттернов*, он чередует движения



обеих ног и рук, а также движение ног и рук в противофазе (левая нога выдвигается вперед вместе с правой рукой, правая нога вместе с левой рукой), что является общим как для ходьбы, так и для бега. Так как "знание" о том, как это делать, встроено в спинной мозг; головной мозг должен управлять только тем, какая походка предпочтительна, а спинной мозг — заботиться обо всех остальных деталях. Это позволяет вам делать такие вещи, как жевать жевательную резинку и ходить одновременно.

Изменение темпа: ходьба, бег, прыжки, фокстрот

Походка становится намного эффективнее, если она подчиняется иерархии, в которой низкие уровни заняты деталями низких уровней с быстрыми циклами обратной связи, а более высоким уровням остается заботиться о таких вещах, как выбор типа и скорости походки без необходимости программировать каждое сокращение мышц.

Это разделение труда работает, потому что большинство необходимых локомоторных сокращений мышц является относительно одинаковым для разных типов походки и, следовательно, может контролироваться более низкими уровнями иерархии. Эта система также позволяет быстро корректировать ошибки, например когда вы бежите и попадаете в ямку. Через локомоторные сети спинного мозга ваше тело автоматически компенсирует внезапный толчок быстрее, чем вы успеваете подумать о том, что надо делать.

Исправление ошибок без обратной связи: мозжечок

Мы все слышали, что практика делает нас совершенными. Хотя это не полная правда, практика стремится улучшить исполнение. Итак, вопрос состоит в том, как повторение улучшает наше исполнение? Общий процесс улучшения исполнения включает два этапа.

- Этап 1: распознавание или "выделение" ошибок.
- Этап 2: изменение определенного аспекта последовательности (например, временного) в ответ на ошибку.

Основанный на повторениях процесс улучшения исполнения (*моторное обучение*) зависит как от моторной коры в лобной доле, так и от более низкой структуры мозга, которая называется *мозжечок* (что означает "маленький мозг").




Мозжечок является эволюционно старой областью мозга, существовавшей еще у немлекопитающих позвоночных, таких как рыбы и земноводные. Он является структурой, содержащей, по мнению некоторых исследователей, столько же нейронов, сколько и вся центральная нервная система (что-то около 100 миллиардов). Хотя ученые не до конца понимают детали того, как нейронные сети мозжечка опосредуют корректировку ошибок движения, ясно, что он является центром двигательного обучения и координации. Поражение мозжечка приводит к уменьшению мышечного тонуса, неуклюжим и абнормальным движениям, а также к потере равновесия.

Мозжечковые системы

Мозжечок является вычислителем ошибок последовательности, сравнивающим желаемое или запрограммированное состояние в любой точке двигательной последовательности с фактическим состоянием тела в последовательности исполнения. Различные части мозжечка получают соматосенсорную информацию из всего тела плюс вестибулярные, визуальные и даже слуховые входы. Они поступают почти исключительно во внешнюю оболочку мозжечка, называемую *корой мозжечка.* Затем кора мозжечка делает проекции в глубокие мозжечковые ядра, которые организованы в три основные системы, показанные на рис. 9.2.

» **Неоцеребеллум** проецирует (через вентролатеральный таламус) в такие премоторные области, как дополнительная моторная кора и премоторная кора, для мониторинга коррекции ошибок, связанных с общим планированием; т.е. он координирует планирование движений, исходя из предыдущего обучения аналогичной последовательности движений. Например, если вы хотите попытаться отразить теннисный мяч, ваш мозжечок уже хранит информацию об успехах (неудачах) во всей последовательности необходимых движений — от подготовки ракетки до удара.

» **Спиноцеребеллум** проецирует в первичную моторную кору и вниз по нисходящим моторным путям в спинной мозг для исправления ошибок более мелких деталей движения.

» **Вестибулоцеребеллум** проецирует в окуломоторную систему для контроля за движениями глаз и в вестибулярные зоны реципиента для коррекции механизмов равновесия.

Анатомическое разделение между неоцеребеллумом и спиноцеребеллумом также усиливает идею иерархии в управлении движением. Неоцеребеллум (эволюционно самая молодая часть мозжечка) взаимодействует с областями планирования и организации премоторной коры, в то время как более старый

спиноцеребеллум взаимодействует с первичной моторной корой и координационными областями спинного мозга для коррекции ошибок на более низком уровне контроля.



Представьте это таким образом: направляясь в свой привычный пункт назначения, вы иногда идете горной дорогой, а иногда низинной. Ваш спиноцеребеллярный путь позволяет вам одинаково быстро и уверенно перепрыгивать через препятствия, встречающиеся на обеих дорогах, но ваш неоцеребеллярный путь подсказывает вам, что в этой конкретной ситуации дорога в низине приведет вас в пункт назначения гораздо быстрее.

В спинной мозг
и нисходящие пути
для осуществления
движения

В моторную
и премотороную
кору (планирование
движения)

Неоцеребеллум
Спиноцеребеллум
Неоцеребеллум

В вестибулярное ядро

Вестибулоцеребеллум

© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 9.2. Анатомия и функции отделов мозжечка (вид сзади)

Интересно, что последние томографические исследования показали тесную взаимосвязь между заучиванием движений мозжечком и когнитивной деятельностью, считавшейся довольно абстрактной, например игрой в шахматы. Когда опытный шахматист продумывает конкретные ходы партии, его мозжечок

активируется, подтверждая, что абстрактное знание о том, как ходят фигуры, представлено в мозжечке последовательностью движений.

Предсказание положения конечностей во время движения

Для того чтобы мозжечок выполнял свои функции тонкого управления движением, он должен сохранять нейронные "модели" того, как мышцы тела двигают конечностями в реальном времени. Это означает, что мозжечок выполняет нейронные вычисления, в которых предсказывает, где будут находиться конечности и другие части тела во время последовательности движений. Например, если во время бега вы наступите на корень, ошибка будет отправлена в мозжечок с указанием на то, что ваша нога находится не там, где должна находиться, и будут запущены многоуровневые компенсационные механизмы для сохранения баланса и восстановления вашего шага.


ЗАПОМНИ!

Эта предсказательная функция является ключом к пониманию того, как мозжечок позволяет улучшать исполнение. Представьте баскетболиста, который может попасть мячом в корзину, лишь немного превосходящую размером мяч, с расстояния более 7 метров. Практика позволяет мозжечку игрока "калибровать" необходимые мышечные усилия. В каждом конкретном броске, даже если прыжок производится каждый раз с нового места, измеренное зрительной системой расстояние транслируется в мозжечковую модель, которая настраивает выход двигательной программы, поступающий из коры, чтобы сделать три прыжка. Конечно, некоторые могут совершать такие подвиги лучше остальных. Вопрос в том, благодаря чему это возможно — лучшей практике или лучшему мозжечку? Пытливые нейроученые хотят знать!

Фокусировка на управлении движением корой и стволом мозга

Моторная кора управляет движением с помощью прямых и непрямых путей, как показано на рис. 9.3. При прямом управлении верхние мотонейроны в первичной моторной коре проецируют непосредственно в нижние мотонейроны в спинном мозге, управляющие соответствующими мышцами. Эта проекция контролирует такие сложные произвольные движения, как игра на фортепиано. Аксоны нейронов в этом пути переходят (перекрестно) в другую часть тела в продолговатом мозге и заходят в белое вещество спинного мозга. Они, как правило, располагаются в более латеральных частях наружного белого вещества путей спинного мозга. Первичная моторная кора получает

проприоцептивные входы из соматосенсорного гомункулуса прямо через центральную борозду. Она также получает значительные входы из премоторных областей лобной доли, таламуса и мозжечка.

Верхние мотонейроны также проецируют в ядра мозгового ствола, особенно в продолговатый мозг, наряду со средним мозгом и мостом. Эти ядра получают входы из спинного мозга и других областей головного мозга, таких как полукружные каналы в вестибулярной и зрительной системе. Эти ядра ствола мозга, в свою очередь, проецируют через более медиальные части белого вещества спинномозговых отделов в нижние мотонейроны для управления мышцами, как правило, для контроля за такими механическими движениями, как ходьба и бег.

Таким образом, вслед за спинным мозгом мозговой ствол представляет собой следующий уровень иерархии, за которым идет первичная моторная кора, а еще выше — премоторные области лобной доли. Кортикальное управление движением, в свою очередь, зависит от взаимодействия лобной доли с базальными ганглиями и мозжечком.

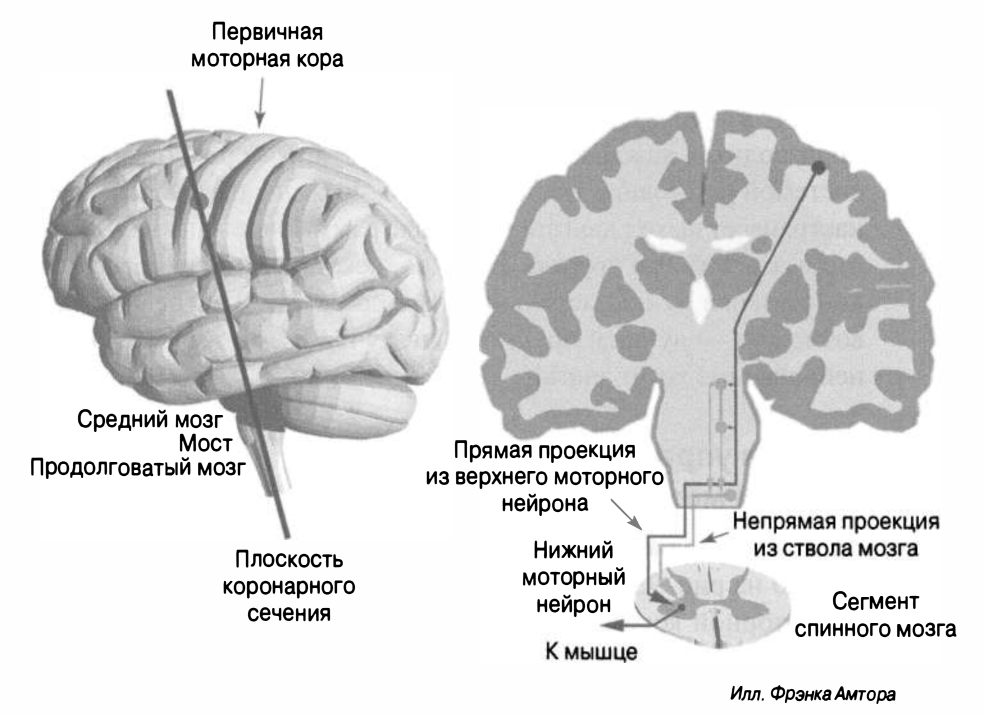


Рис. 9.3. Проекции верхних мотонейронов в спинной мозг и мозговой ствол



Глава 10

Планирование и выполнение действий

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Сложность целеполагающих действий

» Области мозга, участвующие в исполнении планирования

» Теории зеркальных нейронов и нейронов фон Экономо

» Изучение двигательных расстройств, связанных с базальными ганглиями

Мы выполняем разные действия по разным причинам. С одной стороны, простые рефлексы, например отдергивание руки от горячей горелки, происходят так быстро, что опережают сознательное осмысление. С другой стороны, действия, о которых мы говорим "я делаю", могут планироваться годами и много раз откладываться. Также все мы иногда делаем то, чего не хотим, а потом жалеем о содеянном.

Результаты экспериментов в нейронауке могут многое нам рассказать о рефлексах, потому что они есть практически у всех животных, и мы можем изучать рефлексы у животных, поскольку они практически ничем не отличаются от рефлексов у людей. Но человеческие действия руководствуются не только рефлексами. Они полагаются на человеческую способность выбирать план действий, основываясь на мысли и разуме. Итак, существуют ли уникальные

для человека устройство мозга, система или процессы, которые поддерживает эту "свободную волю", отличающую нас от других животных?

Чтобы не увязнуть в этой зыбкой области, будем считать, что поведение контролируется иерархической системой. Представьте себе каждый уровень этой системы в виде регулятора, поддерживающего какую-то характеристику, например позу в отдельной заданной точке. Уровень системы, контролирующий эту заданную точку, имеет возможность некоторого выбора относительно нижнего уровня системы, у которого, напротив, выбора нет.

Тогда возникают вопросы: что находится на самом верхнем уровне иерархии, и действительно ли там есть свобода выбора? Обладают ли люди уникальным нейронным уровнем, которого нет у других животных, некоей особой областью мозга или гипотетическим набором "нейронов сознания" (часто являющихся предметом шуток), специальных нейронов, чья активность создает или поддерживает сознание? Возникает ли сознание из-за достаточно большого головного мозга? Или же сознание нереально, является не причиной всего, а результатом, иллюзией, которая сопровождает сложную активность мозга и которую некоторые философы называют *эпифеноменом*? В этой главе вы найдете ответы на некоторые из этих вопросов.

Двигаясь от рефлексов к сознательным или целеполагающим действиям

Как объяснялось в главе 8, разные типы движений контролируются разными видами нейронных сетей. Аналогия, которую мы использовали тогда, — пассажирский авиалайнер, управляемый автопилотом. Автопилот имеет такой набор целей, как курс и высота, и такой набор входов, как показания компаса и альтиметра. Автопилот корректирует выход мотора и таких панелей управления, как руль и подъемники, для поддержания этих настроек. Этот контроль напоминает рефлексы, позволяющие вам оставаться в вертикальном положении, когда вы ходите по неровной поверхности.


ЗАПОМНИ!

Относительно сложные движения, например ходьба, включают рефлекторные действия низкого уровня, в которых мышцы контролируются спинным мозгом. Вы можете решить, что хотите пойти на кухню, чтобы выпить чашку кофе, но вы не думаете, сколько времени уйдет на это, не продумываете каждый сделанный шаг и не анализируете, скажем, как держать в руке кофейную чашку. При рефлекторном движении разворачивается моторная программа, в которой текущее положение тела провоцирует следующие положения.

Однако не все движения рефлекторны. Головной мозг может напрямую контролировать мышцы, управляемые спинным мозгом. Он делает это через проекции из *первичной моторной коры,* самой постериальной части лобной доли, находящейся антериально по отношению к центральной борозде (рис. 10.1). Аксоны нейронов в первичной моторной коре перемещаются по спинному мозгу и делают синапсы на тех же мотонейронах, которые опосредуют рефлексы, обсуждавшиеся в главе 8. Однако этот прямой контроль позволяет гораздо бóльшую гибкость и адаптивность, чем при рефлексах. Возвращаясь к аналогии с автопилотом — то, как головной мозг берет на себя управление мышцами, напоминает отключение автопилота, но, если вы это сделаете, то должны будете четко понимать, как управлять самолетом.

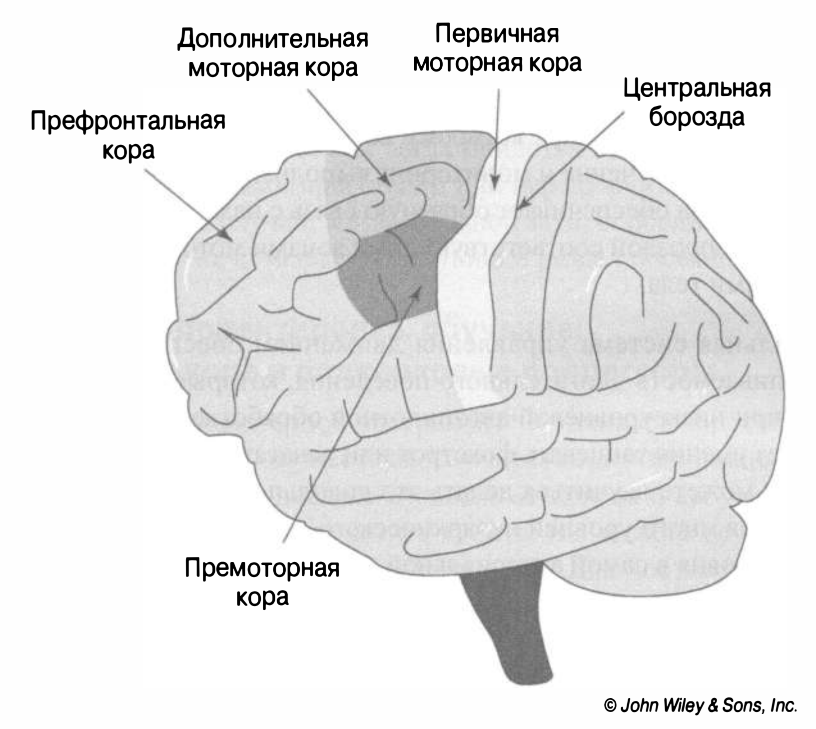


Рис. 10.1. Области управления движением в префронтальной коре

Где находится это знание и как оно там оказалось?

Как функционируют лобные доли

Первичная моторная кора, находящаяся в самой постериальной области лобной доли, представляет собой выход корковой системы управления движением. Мотонейроны в первичной моторной коре (называемые *верхними мотонейронами)* посылают свои аксоны вниз по спинному мозгу и иннервируют

(нижние) альфа-мотонейроны, приводящие в движение мышцы тела. (Для управления мышцами головы аксоны первичных мотонейронов выходят из мозга в составе различных черепных нервов.)

Отправка сообщений из первичной моторной коры в мышцы

Из экспериментов со стимуляцией мозга всемирно известного нейрохирурга Уайлдера Пенфилда ученые узнали, что электрическая стимуляция отдельных участков в первичной моторной коре вызывает сокращение отдельных мышц тела в соответствии с упорядоченной картой, называемой *моторным гомункулусом* (очень похожим на сенсорного гомункулуса в первичной соматосенсорной области; в главе 4 представлена информация об этой структуре).



Моторная и соматосенсорная карты похожи, потому что в частях тела, где имеется плотная нейронная иннервация мышц, например на кончиках пальцев и на губах, как правило, существует тонкое разделение, благодаря которому возможна обратная связь, от которой зависит обучение и мониторинг выполнения. Сенсорная репрезентация тела обеспечивает обратную связь с находящимися за центральной бороздой соответствующими зонами моторного управления частями тела.

Кортикальная система управления движением обеспечивает гибкость и приспосабливаемость двигательного поведения, которые были бы невозможны только при низкоуровневой автопилотной обработке спинным мозгом. Вы родились без умения танцевать фокстрот или печатать на компьютерной клавиатуре, но вы можете научиться делать это довольно быстро и точно. В лобной доле находится много уровней иерархического контроля. Иерархия спускается от верхнего уровня в самой антериальной части лобной доли до нижнего уровня в первичной моторной коре в постериальной части лобной доли, представляющей собой выход лобной доли.

Постановка целей двигательной активности

Что-то должно сообщать нейронам в первичной моторной коре, когда им посылать сигналы и в каком порядке. Это подразумевает постановку цели двигательной активности (куда вы хотите идти?), ее стратегии (как вы хотите туда добраться?) и, наконец, плана выполнения (управляя самолетом, надо манипулировать элеронами, подъемниками и штурвалом).

Самой антериальной частью неокортекса является префронтальная кора, занимающая примерно половину всей лобной коры. Как работает иерархия фронтальной двигательной коры? Предположим, вы находитесь на вечеринке и решили спросить кого-то из присутствующих, не может ли он выйти с вами



на балкон, чтобы поболтать о чем-то. Эта цель абстрактна и можете быть выполнена разными способами. Вы можете выкрикнуть просьбу на всю комнату. Вы можете подойти к человеку и спросить его обычным голосом. Вы можете отправить мобильное сообщение. Вы можете использовать жесты рук, чтобы сделать ваш вопрос понятным.

Итак, большинство из этих подходов несовместимы или, как минимум, имеют несовместимые компоненты: вы не можете одновременно делать активные жесты руками и отправлять текстовое сообщение. Пожалуй, вы не захотите подойти к человеку и прокричать вопрос ему в лицо. Имея заданную цель, вы должны выбрать один из способов (*моторную программу*) достижения этой цели. Каждый способ достижения цели включает использование разных мышц в разной последовательности. После того как вы выберете способ (скажем, подойти к человеку), вы должны запрограммировать конкретную последовательность движения мышц, чтобы сделать это.

Но что если человек двигается, пока вы прокладываете к нему свой путь через толпу людей? Возможно, вам тогда придется изменить свой план, или изменить выполняемую вами программу, или переключиться на другую программу. Это именно тот случай, когда головной мозг, особенно большая фронтальная кора, реально не помешает. Следующий раздел посвящен деталям.

Планирование, корректировка, обучение: префронтальная кора и подкорковые процессоры

Откуда берутся цели моторной программы? У таких сложных организмов, как вы, есть цели, которые осуществляются через иерархию подцелей. Допустим, вам нравится слушать диски с музыкой Бетховена и вы узнали о новой версии Симфонии № 9, которую хотите купить. Вы можете осуществить эту цель, пойдя в музыкальный магазин и купив CD. Для достижения этой цели вам нужно знать, где находится музыкальный магазин, в котором, скорее всего, есть нужная вам запись. Цель добраться до магазина может быть достигнута с помощью автомобиля, если он у вас есть, или поездки на автобусе. Когда вы доберетесь до магазина, вам понадобятся средства для оплаты компакт-диска и способ вернуться домой.

Каждый может расписать этот сценарий из многих пунктов. Несмотря на то что план, вероятно, будет включать в себя десятки шагов с многочисленными альтернативами, ни у одного нормального человека не может возникнуть проблем с пониманием того, как выполнить этот план, исходя из его описания. Ни одно животное, кроме человека, не может понять или осуществить такой сложный план, пока его четко не обучат строгому, негибкому, пошаговому его выполнению (я касался такого пошагового обучения при обсуждении мозжечка в главе 9).

Сложные, гибкие целевые иерархии живут в префронтальной коре. Большая префронтальная кора делает возможным как многоуровневые планы, так и решение сложностей, возникающих на каждом уровне их выполнения. Сложные планы требуют долговременной памяти, которая может перейти к соответствующим подпланам: как найти музыкальный магазин, как управлять автомобилем и как оплатить компакт-диск Бетховена. Они также требуют кратковременной, или рабочей, памяти (плюс-минус семь пунктов, которые вы можете сразу запомнить), чтобы составить соответствующий набор подпланов для выполнения общей задачи.

Рабочая память

Большинство из нас представляют себе память как место складирования данных. Однако рабочая память в головном мозге совсем не похожа на это. Она больше напоминает временное удержание динамического паттерна нейронных сигналов. Каждая целевая идея, например, как получить диск Бетховена №9, представляет собой набор соответствующих нейронных репрезентаций, рассеянных по всему мозгу (Бетховен, музыка, №9, запись, проигрыватель компакт-дисков и т.д.). Рабочая память — это образование в префронтальной доле временной сети, в которой все относящиеся к этой записи идеи активируются в повторяющемся цикле, маркируемом как концепция. Пока все относящиеся идеи продолжают активироваться, идея остается в памяти.



Представьте себе рабочую память в виде жонглера (или команды жонглеров). До тех пор пока шарики (дискретные элементы памяти) остаются в воздухе и успешно перебрасываются из рук в руки, шоу продолжается. Но остановите жонглирование, и шарики упадут на пол (как динамический паттерн идей в мозге). Шоу закончится.

Рабочая память может удерживать примерно семь концепций. Другими словами, в распоряжении человека находится около семи жонглеров. Когда первый из них жонглирует Бетховеном (симфония №9), время от времени он бросает один из шаров, скажем, шар "получить запись", второму жонглеру. Жонглер под номером 2 начинает строить концепцию ближайшего магазина записей классической музыки и держит эти шары в воздухе. Когда устанавливаются эти два "перебрасывания", жонглеры могут обмениваться шарами с третьим жонглером, который получает сообщение "поехать на такую-то улицу в музыкальный магазин".

Интересно, что "жонглирующая" рабочая память у людей, похоже, не на много больше, чем у других животных. Например, вороны и другие птицы могут различать наборы из пяти-шести "элементов". Однако сложность




элементов (исследователи памяти называют их *фрагментами*), которые люди могут удерживать в памяти, намного больше, так что один элемент в виде каждого жонглера у человека может содержать много компонентов, каждый из которых будет эффективнее всех жонглеров у животных.



Процесс нейронного жонглирования, поддерживающий элементы, или фрагменты, в рабочей памяти, включает взаимодействия между префронтальными кортикальными нейронами и подкорковыми структурами, такими как гиппокамп и миндалина. В частности, взаимодействие латеральной префронтальной коры и гиппокампа поддерживает самые общие ассоциации (Бетховен, № 9, компактный диск, процесс записи и т.д.), которые кодируют и определяют элементы, относящиеся к нынешней ситуации. Орбитофронтальная кора (антериальная часть лобных долей, находящаяся над глазами), взаимодействует с миндалиной, чтобы кодировать риски и преимущества фрагментов подпланов рассматриваемой в настоящий момент цели, например, находится ли музыкальный магазин в плохом районе и будет ли его посещение после наступления темноты мудрым решением.

Инициирование действия: базальные ганглии

Учитывая, что риски и вознаграждения есть у каждого действия, в том числе и у средств, используемых для совершения действий, как делается выбор? Префронтальная кора взаимодействует также с другим набором подкорковых структур, называемым *базальными ганглиями*. Это взаимодействие имеет решающее значение для реального инициирования действий, относящихся к целям.

Взаимодействие базальных ганглиев префронтальных долей включает два противоположных аспекта достижения цели — выбор и переключение.

» **Выбор.** То, как базальные ганглии функционируют в сети, является одной из наименее понятных областей системной нейронауки, несмотря на их важную роль в таких недугах, как болезни Паркинсона и Хантингтона (я объясняю это далее в разделе "Когда колеса сдуваются: двигательные расстройства"). Большинство предположений говорит о том, что они выполняют функцию "победитель получает все" для конкурирующих альтернативных кортикальных целей и подцелей, активируемых одновременно в любой заданной ситуации. Вы можете хотеть купить диск Бетховена, но при этом испытывать усталость, голод или боязнь выходить ночью на улицу. На каждом уровне иерархии подцелей взаимодействие между



префронтальной активностью и базальными ганглиями приводит к выбору одной цели и ингибированию других.

» **Переключение.** Если по дороге в магазин, в котором вы хотите купить компакт-диск Бетховена, вы столкнетесь со сворой диких собак, ваши ближайшие цели, скорее всего, существенно изменятся. Изменение ваших ближайших целей повлечет за собой изменение во всех ваших подцелях плюс в данном случае активацию реакции вашей вегетативной системы "бей или беги". Базальные ганглии также контролируют этот тип переключения цели. Как минимум часть такого контроля осуществляются через связи базальных ганглиев с таламусом.



Базальные ганглии представляют собой филогенетически старую структуру, которая есть и у немлекопитающих позвоночных. Такие животные, как лягушки и ящерицы, также делают выбор между разными целями, но их выбор гораздо более ограничен непосредственными возможностями и опасностями. В целом млекопитающие, особенно приматы и люди, могут выбирать сложные, долговременные цели со множеством шагов и решений, которые осуществляются в течение многих дней, месяцев и даже лет. Эта способность реализуется благодаря префронтальной коре, которая добавляет к филогенетически более старой и более инстинктивной системе базальных ганглиев тонкость, сложность, адаптивность и настойчивость в достижении целей.

Базальные ганглии представляют собой систему ядер, внедренных в более крупную систему корковых и подкорковых областей, с помощью которых осуществляется управление движением (рис. 10.2). Входы из многих областей неокортекса и таламуса в базальные ганглии проходят через их структуры, называемые *хвостатым ядром* и *скорлупой*, которые вместе составляют *полосатое тело*. *Полосатое тело* проецируется в три взаимосвязанных ядра в центре базальных ганглий, называемых *бледным шаром*, *субталамическим ядром* и *черной субстанцией* (в среднем мозге). Выход этих трех ядер, особенно *бледного шара*, ингибирует моторные области в таламусе.



Основная функция комплекса базальных ганглиев — следить за состоянием многих кортикальных систем моторного планирования и подавлять все, кроме главного. Например, скорее всего, вы не будете чесать нос во время удара в теннисе. В общем, большинство из нас может делать только что-то одно в течение отрезка времени, когда требуется постоянный сознательный контроль. В таких случаях,

когда мы “одновременно жуем жевачку и ходим”, выполнение двух задач возможно потому, что одна из них или обе настолько автоматизированы или отработаны, что могут выполняться при небольших сознательных затратах.

Во многих случаях наша видимая многофункциональность на самом деле является примером циклического временного деления. Возьмите в качестве примера вождение и сложный разговор. Вы слушаете или говорите в течение нескольких секунд, затем обращаете внимание на дорогу, затем снова возвращаетесь к разговору. Вы можете это делать либо путем автоматического перехода от одной задачи к другой в установленные временн*ы*е интервалы в несколько секунд, либо позволяя одной задаче доминировать, а другой прерывать ее в течение коротких отрезков времени. Базальные ганглии являются одним из основных контроллеров этого вида деятельности.

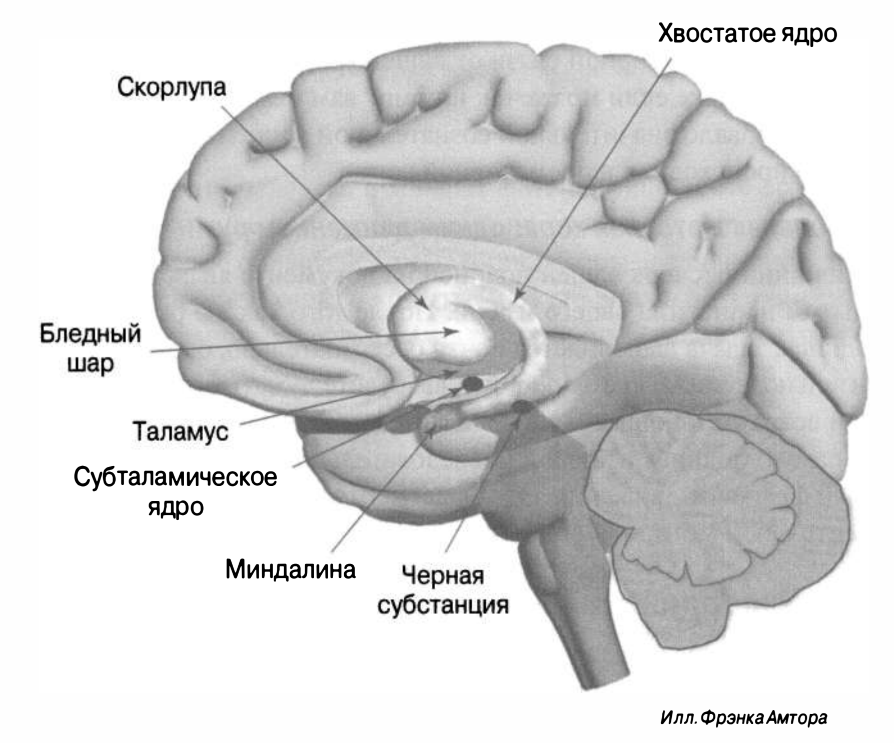


Рис. 10.2. Базальные ганглии и относящиеся к ним структуры мозга

Находящиеся в центре: дополнительная моторная и премоторная области

Между первичной моторной и префронтальной корой находятся две кортикальные области, которые опосредуют последовательность движений.



Медиальная — *дополнительная моторная область* (ДМО); латерально по отношению к ДМО расположена *премоторная кора* (ПМК), см. рис. 10.1.

Премоторная кора: учиться делать правильно

Задача премоторной коры — сознательный контроль за последовательностью движений при помощи обратной сенсорной связи. После того как базальные ганглии и префронтальная кора выбрали цель, премоторная кора координирует шаги для достижения этой цели. Активность в премоторной коре помогает вам узнать, на что обратить внимание во время выполнения сложной последовательности движений, и что делать, когда вы застряли в какой-то точке.

Вспомните, как ребенком вы впервые учились писать свое имя. Каждая буква давалась с трудом, поэтому вы очень старались, выводя малейшую закорючку и сверяя ее с образцом перед тем, как двигаться дальше. Также, когда вы писали свое имя, вероятно, вам приходилось смотреть, какая буква следует за какой и сколько места нужно оставлять между буквами. Весь этот мониторинг требовал обратной сенсорной связи от вашей зрительной системы, а также от руки и пальцев. Даже если мозжечок и помог вам немного в начале обучения, написание требовало значительной сознательной концентрации и мониторинга — все это происходило в премоторной коре.

Дополнительная моторная кора: одним движением руки

Сегодняшний росчерк вашей подписи на документе являет контраст с детским опытом написания своего имени. После того как вы решили поставить свою подпись, задача выполняется почти бессознательно, одним взмахом руки. Действительно, если во время росписи вы будете думать об отдельных буквах, то, скорей всего, остановитесь или сделаете ошибку. Годы практики превратили ту же самую подпись из целой последовательности движений в единый законченный фрагмент движений. Этот фрагмент, главным образом, сохраняется в дополнительной моторной области.

Мозжечок: координация и заучивание движений

Еще одна заслуживающая упоминания подкорковая структура — мозжечок. Мозжечок получает сенсорные входы из периферийных рецепторов, а также префронтальной и других ассоциативных кортикальных областей и проецирует их в первичную моторную кору.

Мозжечок — это высокоуровневая область координации движений и обучения. Когда вы впервые пробуете делать что-то трудное, например кататься на велосипеде, то совершаете много ошибок, касающихся не только того, что делать, но и как делать это быстро. Отслеживая ваши ошибки и сравнивая их с поставленными целями, мозжечок позволяет вам развиваться. Также он



позволяет вам объединять то, что вы видите (например, траекторию теннисного мяча), с тем, что вы делаете (механикой конкретного удара, необходимого для отправки мяча именно туда, куда вы хотите).

Хотя мозжечок выглядит единым "органом" мозга, фактически он состоит из трех совершенно разных областей с разными соединениями.

- Находящийся внизу *вестибулоцеребеллум* выполняет функцию коррекции ошибок и моторного обучения равновесию с помощью входов из полукружных каналов и зрительной системы.
- Расположенный медиально промежуточный мозжечок, называемый также *спиноцеребеллум*, координирует время локомоции с активностью позвоночника.
- Латеральный *неоцеребеллум* взаимодействует с префронтальной и другими кортикальными областями для изучения общей спланированной последовательности.

Более подробно об этих структурах мозга рассказывается в главе 9.

Объединим все вместе

Если вы поместите человека в аппарат фМРТ и попросите его выполнить ряд редко практикуемых движений пальцами, то увидите активацию нескольких префронтальных областей, премоторной коры и первичной моторной коры. Если вы попросите вашего испытуемого подвигать пальцами так, как он уже делал ранее (например, глухонемого с помощью языка жестов передать обычное слово), то в первую очередь будет активироваться не премоторная кора, а дополнительная моторная область.

На рис. 10.3 представлена схема системы моторного контроля в головном мозге. Можно считать подсистему "базальные ганглии — промежуточный мозжечок — первичная моторная кора" первым уровнем иерархии над позвоночником. Дополнительная моторная область и премоторная кора образуют следующий уровень. Наконец, префронтальная кора и латеральные цепи мозжечка составляют еще один уровень контроля. Помните также, что префронтальная кора — это большая область с множеством подразделений, поэтому в реальности она намного сложнее, чем этот простой рисунок.

Где находятся нейроны свободной воли?

В начале этой главы я упоминал о разнице между рефлекторными действиями, которые мы, как правило, не можем контролировать, и действиями, инициированными нашей свободной волей. Поскольку в конечном итоге все действия

выполняются с помощью последовательности сигналов мотонейронов, многие люди думают, что находящаяся на самом высоком уровне иерархии структура, чем бы она ни была, должна быть воплощением осознанного выбора. Вопрос заключается в том, можем ли мы определить эту структуру.

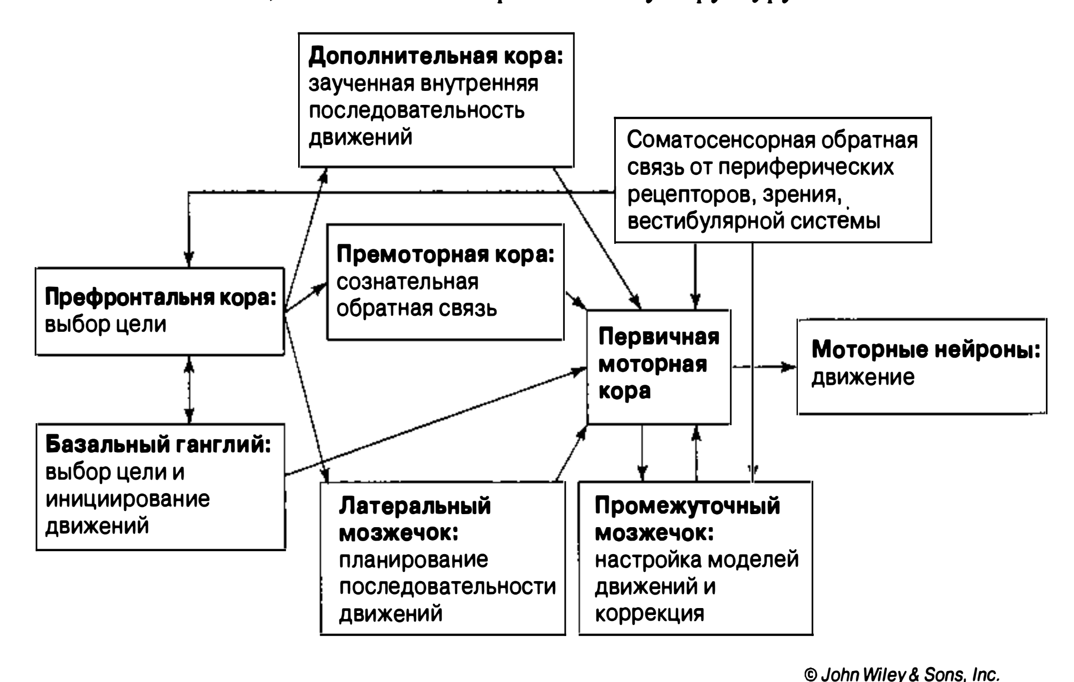


Рис. 10.3. Система моторного контроля в мозге

Что приходит первым: мысль или действие?

Доктор Бенджамин Либет, нейроученый из Калифорнийского университета, Сан-Франциско (USCF), провел знаменитую серию экспериментов в этой области в 1980-х годах. Эти эксперименты были спорными тогда и остаются спорными сейчас. В своих экспериментах Либет просил испытуемых неподвижно сидеть, поглядывая на специальные часы, и, *когда они сами решат*, немного двигать рукой, одновременно отмечая позицию часовой стрелки; другими словами, испытуемые должны были фиксировать время, когда они решат пошевелиться. Пока они выполняли эту задачу, Либет производил снимал электроэнцефалограмму активности их мозга (ЭЭГ).

Либет проанализировал показатели, совместив положение стрелок часов с данными ЭЭГ, чтобы привязать показания ЭЭГ к точному времени, когда участники заявили, что приняли решение пошевелить рукой. Вот что эти достоверные данные установили: девиация линий ЭЭГ происходила, как правило,



за полсекунды *до* того, как испытуемые указывали, что решили пошевелить рукой (это отклонение сейчас, как правило, называется *потенциалом готовности* и наиболее сильно представлено в дополнительной моторной области).

Другими словами, взглянув на траекторию ЭЭГ, Либет мог за полсекунды до того, как его испытуемые решат пошевелить рукой, определить, что они захотят принять "свободное" решение пошевелить рукой.

Осмысление результатов исследований

Данные Либета показали, что мозговая активность предшествует сознательному осознанию субъектами их решения пошевелиться. Что означает этот результат?

Это не означает, что Либет сам каким-то образом управлял умами испытуемых субъектов, он только записывал их мозговую активность. Некоторые предположили, что эксперимент показал, будто мозг — это просто машина, и свободная воля представляет собой иллюзию, или *эпифеномен* (побочный эффект; это подобно допущению, что шум автомобиля является тем, что на самом деле заставляет машину двигаться).

Что сам Либет думал об этом результате? Наиболее часто цитируемая интерпретация экспериментов Либета заключается в том, что процесс принятия решения о действии, например о движении руки, начинается бессознательно, но точка принятия вето, которую вы контролируете, возникает в сознании. Другими словами, мешанина из потенциалов действия пузырится в вашей коре, пока в какой-то момент базальный ганглий не ингибирует все из них, кроме одного. Затем это одно действие проходит всю корковую обработку и примерно через полсекунды достигает уровня сознания.

Для испытуемых субъектов пузырящиеся в их коре потенциалы действия состоят из множества возможных действий, например шевеление руками, вставание со стула и выход из комнаты и тому подобное, после чего базальные ганглии ингибируют все действия, за исключением шевеления рукой, которое получает всю кортикальную обработку и поднимается до сознания, в этот момент испытуемые принимают решение пошевелить руками и зафиксировать время.

Никто не считает, что этот эксперимент помещает сознание в базальные ганглии или в дополнительную моторную кору (где потенциал готовности самый сильный). Большинство нейроученых верят в непоколебимость общей концепции линейной иерархии от принятия сознательного решения до сигналов мотонейронов. Все мы состоим из массы побуждений и подавлений, которые являются продуктами нашего сознания и опыта.

Все же вы ответственны!

Если нет центрального сознательного управляющего, контролирующего то, что мы делаем, как мы можем сохранять ответственность за наши действия?

Ответственность проистекает из того факта, что момент осознанного решения перед действием вызывает воспоминания и рациональные мыслительные процессы, которые вовлекают весь мозг и позволяют нам предсказать некоторые последствия того, что мы собираемся сделать. Поскольку эта прогнозирующая рациональность возникает в нашем мозгу как в системе, она устойчива и включает в себя наши моральные и культурные ценности.

Но тогда является ли вето-процесс (точка, в которой базальные ганглии ингибируют все действия, за исключением одного, которое вы собираетесь предпринять) действительно сознанием? Не пытаясь определить сознание, исследователи могут сказать только то, что вето-процесс активирует большие области мозга и вы осознаете, что это происходит. Поскольку эта устойчивая активность достигает вашего осознания, "выбор"— т.е. неингибированное действие — обоснован вашим бэкграундом, который включает в себя ваш опыт, память и ценности. Само по себе это не означает, что любой делаемый вами выбор действительно "свободен", но этот выбор является скорее осознанным, чем подсознательным или рефлекторным, в нем вы можете взвесить все альтернативы, их затраты и выгоды.

Вы можете продолжать импульсивно игнорировать затраты, связанные с определенным выбором, или делать плохой выбор, несмотря на полную осведомленность о его последствиях. Но по крайней мере в общих чертах вы осознаете это, и с помощью практики самодисциплины и самоанализа можете улучшить свою способность делать хороший выбор. Интересно, что аномалии лобной доли, особенно орбитофронтальной коры, по-видимому, снижают способность человека делать мудрый выбор, не снижая его способности умственно просчитать затраты и выгоды такого выбора.

Обнаружение новых (и непонятных) нейронов

Одним из фундаментальных принципов нейронной науки является *нейронная доктрина*, который гласит следующее.

» Нейроны являются вычислительными единицами мозга.

» Даже будучи в некоторых случаях специализированными, нейроны подчиняются общим биофизическим принципам.



» Сила мозга, состоящая в способности думать и контролировать поведение, является, главным образом, сетевым качеством взаимосвязей нервной системы.

Очевидное следствие нейронной доктрины таково: вы вправе ожидать, что мозг человека в основном будет отличаться не уникальным типом клеток, но особыми сетями. По большей части это так — основные типы нейронов эволюционно довольно старые. В сетчатке, например, пять основных классов клеток принадлежат всем позвоночным — от лягушек до людей.

Тем не менее были обнаружены нейроны, которые, хотя и не являются уникально человеческими, но появляются только у животных с большим объемом мозга, таких как люди, обезьяны, а в некоторых случаях — киты. В следующих разделах будут обсуждаться два "странных" типа нейронов: зеркальные нейроны и нейроны фон Экономо.

Зеркальные нейроны

Одним из наиболее захватывающих нейронных открытий за последние два десятилетия стало открытие *зеркальных нейронов.* Зеркальные нейроны являются зрительными нейронами, которые посылают сигналы не только тогда, когда обезьяна выполняет задачу, требующую обратной визуальной связи, но также и тогда, когда обезьяна наблюдает за человеком (или предположительно другой обезьяной), выполняющим ту же задачу.

Исследователи зафиксировали зеркальные нейроны у обезьян в дополнительной моторной области (ДМО) и премоторной коре (ПМК), а также в передней теменной доле. Эти нейроны были активны, когда обезьяны выполняли задачи, связанные с манипуляциями руками, требующие обратной визуальной связи (дополнительная моторная область и премоторная кора четко участвуют в двигательной координации). Исследователей шокировало то, что активность данных нейронов присутствовала не только тогда, когда обезьяны выполняли задачу, которой их обучали, но и когда они наблюдали, как исследователи выполняют задачу на обучающем уроке (открытие было случайно сделано Джакомо Риццолатти и его коллегами из Пармского университета в Италии).

Основные характеристики зеркальных нейронов были воспроизведены во многих лабораториях, а также распространены на слуховую область (зеркальные нейроны реагируют на звуки, сопровождающие выполнение конкретных задач, например работу со шлифовальным станком). Эксперименты с визуализацией головного мозга у людей также выявили аналогичную активацию паттернов "смотри и делай" в тех же областях, где были сделаны записи в одной клетке у обезьян.

Функция зеркальных нейронов неясна, но вот некоторые гипотезы.

» Они могут помогать в обучении, давая основу, с помощью которой приматы обучаются путем подражания.

» Они могут участвовать в нейронной сети, с помощью которой обезьяна (или человек) может понимать цель действий другого. Это предположение связано с идеей *теории разума*, согласно которой люди (и, возможно, более высокие приматы) понимают действия других как преднамеренные, целеполагающие или психологические, а не как результат обычной физиологии.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Эта идея привела к ряду предположений, что определенный дефицит в системе этих зеркальных нейронов может быть связан с аутистической тенденцией к отсутствию эмпатии и такому отношению к другим, будто бы они бесчувственные объекты, а не существа, похожие на нас самих, чьи чувства могут быть разбиты, а цели фрустрированы — идея, остающаяся еще спорной. Некоторые попытки были предприняты для "лечения" людей с аутизмом путем стимуляции областей мозга, где находятся зеркальные нейроны, используя такие методы, как транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС — использование сфокусированного импульсного магнитного поля, генерируемого извне головы, для воздействия на активность мозга в конкретных областях).

» Система зеркальных нейронов может быть задействована в обучении языку, в ходе которого первые нескольких лет младенцы постоянно подражают речи, которую слышат вокруг себя. Некоторые ученые утверждают, что система зеркальных нейронов делает возможным человеческую речь, обеспечивая достаточную репрезентацию сложного поведения (язык), которое можно имитировать, а затем осваивать.

Поскольку зеркальные нейроны находятся во многих областях мозга, и поэтому почти никогда не уничтожаются в ходе одного поражения, подтвердить или опровергнуть любую из их предполагаемых функций крайне сложно (если бы они существовали только в одной области, исследователям было бы гораздо легче изучить, оказывает ли повреждение этой области негативное влияние на любую из данных способностей).

Нейроны фон Экономо

Основные типы нейронов, обнаруженные в мозге млекопитающих, являются эволюционно старыми. Например, срез моторной коры мыши очень похож на срез слуховой коры человека. Нейроанатомы в целом не обнаружили различий в мозге млекопитающих на уровне уникальных типов клеток.

Но затем они обнаружили *нейроны фон Экономо*.

Где находятся эти нейроны

Эти нейроны, названные в честь румынского невролога Константина фон Экономо, также известны под названием *шпиндельных клеток*. Они представляют собой корковые пирамидальные клетки довольно большого размера, которые имеют необычайно малое дендритное дерево (т.е. с относительно малыми ответвлениями), но обширные аксональные связи по всему мозгу. Вот что интересно.

- Эти нейроны встречаются только у людей и больших обезьян (шимпанзе, горилл и орангутангов), некоторых китов, дельфинов и слонов. Они больше распространены у людей, чем у немногих других видов, у которых были найдены.
- Они встречаются только в двух областях головного мозга: передней поясной коре (которая считается областью контроля за исполнением по отношению к другим областям коры), в коре передней части островковой доли и дорсолатеральной префронтальной коре, которые также являются областями контроля за исполнением.

Предположение о функции этих нейронов

Бурные дискуссии проходили о том, являются ли нейроны фон Экономо просто крайним структурным вариантом нормальных пирамидальных клеток (основного класса кортикальных клеток, задействованных в соединениях на большие расстояния; см. главу 2), обусловленным большим размером головного мозга, или они имеют некоторую уникальную функцию и физиологию. Функция нейронов фон Экономо неизвестна. Некоторые косвенные доказательства указывают на то, что эти нейроны особенно подвержены риску при болезни Альцгеймера и некоторых других видах деменции, но это, возможно, скорее следствие, чем причина.

Некоторые исследователи считают, что благодаря своим обширным проекциям нейроны фон Экономо связывают вместе многочисленные области коры. Преимуществом связывания с помощью нескольких специализированных, а не большого числа общих клеток (как это часто бывает), может быть то, что потенциалы действия в нескольких нейронах фон Экономо синхронизируются в разных областях коры, потому что все они возникают в одной клетке. Синхронизированный нейронный сигнал участвует в механизме внимания, так как поступающие на постсинаптическую мишень потенциалы действия гораздо более эффективны, если происходят одновременно, а не с временн*ы*м промежутком. Основная идея заключается в том, что среди других происходящих в мозге фоновых сигналов те, которые управляются нейронами фон

Экономо — синхронно сигнализирующими нейронами, — образуют самоусиливающийся ансамбль, который выделяется из шума и привлекает внимание.

Если функция и физиология нейронов фон Экономо каким-то уникальным образом сделала возможным самосознание, это стало бы революцией в нейропсихологии. Также это могло бы глубоко изменить отношение людей к другим видам животных, у которых обнаружены эти нейроны. Юристы, ясное дело, к ним не относятся.

Когда колеса сдуваются: двигательные расстройства

Наша способность передвигаться может быть нарушена травмой или болезнью, которая поражает любые нейроны в цепи контроля от префронтальной коры до альфа-мотонейронов, выходящих из вентрального корня спинного мозга и стимулирующих мышцы.

Миастения гравис

Миастения гравис (МГ) является аутоиммунным расстройством, возникающим, когда антитела блокируют ацетилхолиновые рецепторы на концевой пластинке нервно-мышечного двигательного узла, препятствуя связыванию ацетилхолина с рецепторами и в конечном итоге разрушая рецепторы. Первоначальные симптомы МГ включают мышечную слабость и утомляемость. Обычно они задействуют мышцы, которые контролируют глаза и движение век, мимику, жевание, глотание и генерацию речи. Позже заболевание поражает респираторные мышцы и мышцы, контролирующие движения конечностей и шеи.

Для снижения иммунной реакции при МГ иногда используются иммунодепрессанты. Удаление тимуса также облегчает симптомы, уменьшая иммунную реакцию.

Травмы спинного и головного мозга

Наиболее распространенный тип паралича связан с повреждением спинного мозга, которое обрывает аксоны первичных верхних мотонейронов, идущих от коры до синапса на нижних альфа-мотонейронах, управляющих мышцами. Сенсорные нейроны, идущие из этих областей тела в мозг, также, как правило, бывают поражены.

Если спинной мозг поврежден ниже шейных сегментов позвоночника, обычно это приводит к *параплегии*, при которой утрачивается контроль за

ногами, но сохраняется контроль за плечами и руками. Повреждение на более высоких уровнях может привести к *квадриплегии* — потере контроля за всеми четырьмя конечностями. Когда эти аксоны обрываются в результате травмы, они больше не отрастают; большая часть всех исследований в нейропсихологии сегодня посвящена попытке понять, почему это происходит.

Центральное повреждение может привести к более тонким, но равно разрушительным последствиям. Повреждение областей лобной доли, которые контролируют движение, может привести к частичному параличу, или *парезу* (слабости, а не полному параличу). Повреждение теменной доли может привести к *апраксии* — невозможности выполнять искусные движения, тогда как частичный, хотя и слабый, контроль остается.

Вырождение базальных ганглиев

Двигательные нарушения также могут стать результатом дегенерации в базальных ганглиях. Два относительно распространенных и хорошо известных типа вырождения — болезни Паркинсона и Хантингтона.

Болезнь Паркинсона

Вырождение (в частности, утрата допаминергических клеток) *черной субстанции* вызывает болезнь Паркинсона (см. рис. 10.2). Черная субстанция является частью системы базальных ганглиев (см. выше раздел "Планирование, корректировка, обучение: префронтальная кора и подкорковые процессоры", где рассказывается о роли базальных ганглиев в движении). Это заболевание характеризуется сутулой постуральной ригидностью и трудностью инициирования движений или изменений при походке.

В середине XX века были сделаны попытки лечения этого заболевания путем инъекций дофамина людям с таким состоянием, но данный вариант лечения был неэффективным, потому что дофамин не пересекает гематоэнцефалический барьер. Однако метаболический предшественник в клеточном производстве дофамина, L-дофа (леводопа), *пересекает* этот барьер и обеспечивает значительное, но только временное облегчение симптомов Паркинсона.

Лечение с помощью L-дофа в конечном итоге не работает, потому что клетки, которые преобразуют L-дофу в дофамин, прекращают работать или умирают. За последние два десятилетия значительный успех был достигнут в облегчении симптомов болезни Паркинсона с помощью метода, называемого *глубокой стимуляцией головного мозга* (ГСГМ). ГСГМ представляется наиболее эффективной, когда стимулирующий электрод помещается в субталамическое ядро, а не в черную субстанцию. Исследователи не до конца понимают, почему это место лучше, и эта неопределенность подчеркивает отсутствие полного

понимания сложной сети базальных ганглиев и их соединений в таламусе и неокортексе.

Болезнь Хантингтона

Болезнь Хантингтона состоит в дегенерации клеток в полосатом теле (хвостатом ядре и скорлупе, входов ядер в базальные ганглии). Болезнь Хантингтона — это поздно наступающее наследственное заболевание, которое в некотором смысле имеет симптомы, противоположные болезни Паркинсона.

Если пациент, страдающий болезнью Паркинсона, испытывает проблемы с движением или последовательностью движений, пациенты, страдающие болезнью Хантингтона, демонстрируют неконтролируемые движения, такие как корчи и вращательные движения. Термин *хорея*, которым первоначально называлась эта болезнь (хорея Хантингтона), связан со словом “танец” и описывает непрерывные, неконтролируемые, подобные танцу, движения пациентов Хантингтона.



Глава 11

Бессознательная активность жизненно важного значения

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- » Роль вегетативной нервной системы
- » Знакомство с особенностями симпатического и парасимпатического отделов
- » Циркадные ритмы, циклы и фазы сна
- » Лечение нарушений сна и расстройств вегетативной нервной системы

Все мы знакомы со своими органами чувств — зрением, слухом, осязанием, вкусом и обонянием, которые рассказывают нам о мире вокруг нас, но у нас есть и менее известные чувства, которые рассказывают нам о мире внутри нас. Эти чувства обнаруживают и регулируют такие параметры нашего тела, как температура, сердечный ритм, жажда, голод и бодрствование. Многие из этих внутренне регулируемых функций являются частью того, что называется *гомеостазом* — активное поддержание различных аспектов внутреннего состояния нашего организма.

Гомеостатические функции нервной системы появились прежде остальных высших познавательных способностей, существующих благодаря мозгу. Даже такие беспозвоночные, как моллюски, черви и насекомые, имеют нервную систему, регулирующую обменные процессы, например пищеварение. Эти

гомеостатические функции необходимы клеткам организма для жизни. Даже минимальная дисфункция в этих регуляторных механизмах сразу вызывает проблемы со здоровьем, а если любой из них выходит из строя, то смерть, как правило, наступает незамедлительно.

Большинство из этих функций опосредуются вегетативной нервной системой, которая у позвоночных отличаются от их центральной или периферической нервных систем. Эта глава посвящена работе вегетативной нервной системы, а также ее участию в регулировании сна, крайне важной, но плохо изученной гомеостатической функции.

Работа за кадром: вегетативная нервная система

Хотя мы склонны думать о мозге как об органе, производящем мысли и интеллект, он контролирует и такие многочисленные аспекты метаболизма тела, как сердечный ритм, дыхание, температура и циркадные ритмы. Как правило, мы не осознаем работу этих регуляторных механизмов. У примитивных животных, например беспозвоночных, эти регуляторные функции опосредованы группами вспомогательных нейронов, называемых ганглиями. У животных с очень развитым мозгом, таких как млекопитающие, эти регуляторные функции опосредуются более низкими (каудальными) частями мозга, такими как мозговой ствол и спинной мозг.

Регуляторные компоненты центральной нервной системы взаимодействуют с тем, что, в сущности, является еще одной нервной системой, — *вегетативной*. Вегетативная нервная система на самом деле является двойной системой, поскольку состоит из двух компонентов, называемых *симпатическим* и *парасимпатическим* отделами, которые действуют противоположным друг другу образом. В следующих разделах объясняется, что такое вегетативная нервная система, для чего она служит и как работает.

Функции вегетативной нервной системы

В вашем теле происходит много того, что вы обычно не осознаете. Здесь приведено только несколько примеров; существует гораздо больше вегетативных процессов, которые из-за их многочисленности не могут быть упомянуты.

» Ваше сердце качает кровь по сосудистой системе (обширной сети кровеносных сосудов, проходящих по всему телу и органам), несущей кислород и питательные вещества к каждой живой клетке вашего организма и уносящей отходы ее жизнедеятельности.

» Вы потеете в жаркий день или во время тренировок.

» Ваша пищеварительная система перерабатывает пищу для извлечения питательных веществ, а затем устраняет отходы, которые не могут быть использованы. Ваши почки отфильтровывают другие отходы.

Согласование уровней активности разных органов

Разные органы во всем теле производят, отфильтровывают и перемещают важные субстанции, которые в конечном итоге либо потребляются клетками, либо выделяются, требуя удаления. Чтобы эффективно работать, органы должны кооперироваться. Например, когда вы потеете, чтобы избавиться от избыточного тепла, ваши почки должны следить за потерей воды, чтобы поддерживать баланс жидкости в организме. Объем кровотока должен оставаться достаточно большим для циркуляции необходимых в настоящее время питательных веществ и отходов.

Таким образом, одной из функций вегетативной нервной системы является согласование уровней активности разных органов, чтобы привести к единому балансу многочисленные входы-выходы в доходных и расходных записях клетки. Эти требования достаточно сложны, но являются не единственной задачей вегетативной нервной системы.

Переключение между пассивным и активным состояниями

Жизнь состоит не только из пищеварения. Нам нужно передвигаться, и иногда довольно быстро. При быстрых движениях максимальное количество крови должно поступать в мышцы, а сердечный ритм и дыхание должны учащаться, чтобы соответствовать *их* требованиям метаболизма, а не запросам пищеварительной системы.



СОВЕТ

Вы можете представить двойственность вегетативной системы как соответствующую двум основным состояниям нашего тела.

» Спокойное гомеостатическое состояние, в котором мы сохраняем энергоресурсы, эффективно вырабатываем и распределяем энергию, питательные вещества и отходы.

» Активное соревновательное состояние, в котором мы подавляем гомеостаз и направляем все имеющиеся ресурсы на активную деятельность, чтобы победить или избежать поражения в соревновании, даже если в результате потеряем силы и должны будем потом вернуть энергетический долг и заплатить за разрушение гомеостатических механизмов.

Наши тела переходят от состояния сохранения гомеостаза, когда все спокойно, к активному соревновательному состоянию, когда нам что-то угрожает или мы ищем пищу или партнера.

Разделяй и властвуй: симпатический и парасимпатический отделы

Вегетативная нервная система разделена на *симпатический* и *парасимпатический* отделы (рис. 11.1). Как показано на рис. 11.1, многие из действий симпатического отдела являются прямо противоположными действиям парасимпатического отдела.

Парасимпатический отдел	Симпатический отдел
Сужает зрачок	Расширяет зрачок
Стимулирует слюноотделение	Подавляет слюноотделение
Стимулирует переваривание	Подавляет переваривание
Сокращает мочевой пузырь	Расслабляет мочевой пузырь
И так далее…	И так далее…



ЗАПОМНИ!

Почему вегетативная нервная система имеет такую двойственную, противоположную структуру? Представьте себе, что, как и вашим предкам, вам нужно преследовать свой обед перед тем, как его съесть. Принцип "бей или беги" симпатического отдела учащает сердечный ритм и дыхание (среди прочих других процессов) и отвлекает кровоток от пищеварительной системы к скелетным мышцам, делая вас очень активными. После того как вы поймаете свой обед, придет время сесть и съесть его. Парасимпатический отдел замедлит ваш общий метаболизм и направит приток крови к пищеварительной системе, позволяя вам получить необходимые питательные вещества из результатов вашей успешной погони. Все позвоночные животные имеют аналогичную версию этой двойной системы.

Симпатический и парасимпатические отделы задействуют нейроны либо конкретных спинномозговых сегментов, либо черепные нервы, которые используют ацетилхолин в качестве нейромедиатора.

Симпатический отдел: бей или беги

Реакция "бей или беги" — это образное выражение любой активности, которая требует высокого метаболизма произвольных мышц. Осознанная необходимость участия в такой деятельности, например при виде приближающегося медведя, активирует симпатический отдел вегетативной нервной системы.

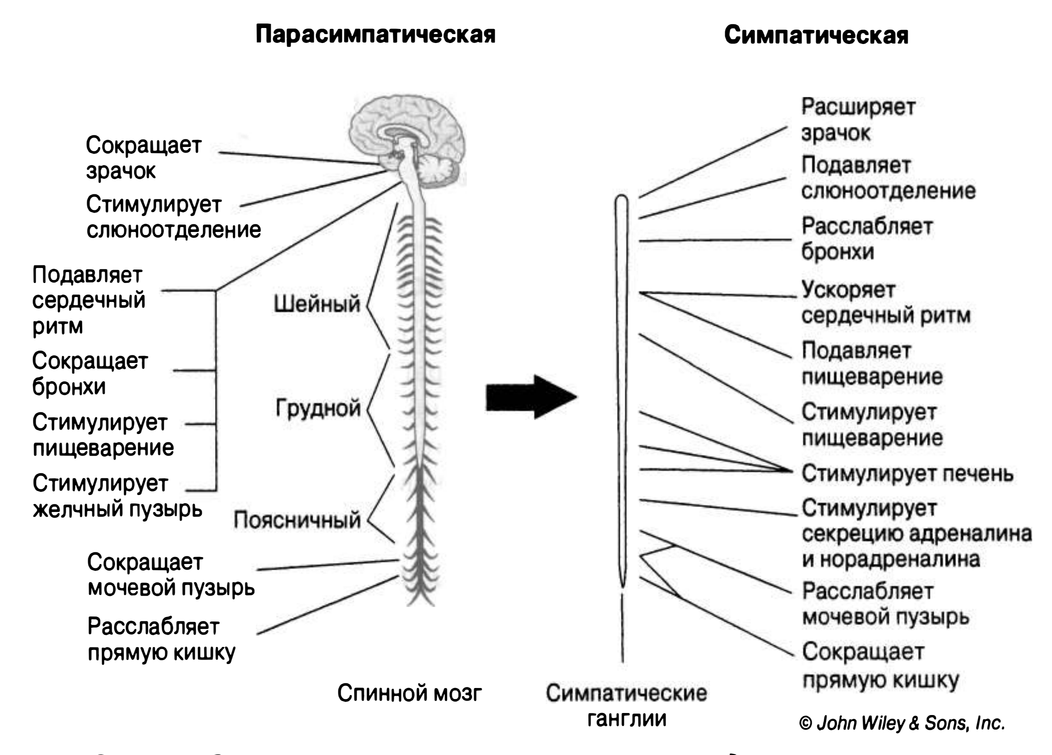


Рис. 11.1. Симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы

Этот отдел состоит из нейронов, расположенных в грудном и поясничном сегментах спинного мозга (см. рис. 11.1). Эти *холинергические нейроны* (нейроны, которые используют ацетилхолин в качестве нейромедиатора) делают синапсы на нейронах в симпатических ганглиях — системе нейронов снаружи спинного мозга, расположенных примерно параллельно к нему. Нейроны в симпатических ганглиях делают синапсы на целевых органах, таких как сердце, легкие, кровеносные сосуды и органы пищеварительного тракта. Эти нейроны второго порядка используют норадреналин (норэпинефрин) в качестве нейромедиатора.

Дополнительной симпатической целью является мозговое вещество надпочечников. Там постсинапсические нейроны выделяют в кровяное русло небольшое количество адреналина, а также норадреналин. Высвобождение

норадреналина производит очень быстрые реакции, и лишь небольшое количество выделенного адреналина необходимо, чтобы сбалансировать систему.

Парасимпатический отдел: все хорошо!

Парасимпатический отдел состоит из нейронов, расположенных в мозговом стволе и крестцовом отделе спинного мозга, которые также используют адреналин в качестве нейромедиатора. Эти нейроны делают синапсы непосредственно на нейронах в разных ганглиях вблизи целевых органов, таких как сердце. Эти ганглиозные нейроны также используют адреналин в качестве нейромедиатора. Рецепторами целевых органов для этих парасимпатических ганглиев являются мускариновые рецепторы — тип метаботропных рецепторов для адреналина (см. главу 3).

Контроль за вегетативной нервной системой

Оба отдела вегетативной нервной системы получают обратную сенсорную связь от целевых органов. Эта нейронная обратная связь используется в локальных сетях контроля спинного мозга. Общий контроль за вегетативной системой, в частности за балансом между симпатическим и парасимпатическим отделами, осуществляется на более высоких уровнях, которые включают гипоталамус, гипофиз и мозговой ствол.

Получение обратной сенсорной связи от целевых органов

Так же, как и в случае с рецепторами, определяющими то, что находится вне нашего тела, например световыми детекторами (фоторецепторами) в сетчатке, у нас есть внутренние датчики, которые определяют такие показатели, как кровяное давление, температура и уровень углекислого газа. Эта информация используется для поддержания гомеостаза.

Например, сонная артерия на шее имеет рецепторы (*барорецепторы*, расположенные в каротидном синусе), которые ощущают кровяное давление. Эти рецепторы посылают сигналы о высоком кровяном давлении через блуждающий нерв в ядро солитарного тракта (ЯСТ) в продолговатом мозге мозгового ствола. ЯСТ делает локальные проекции в двойное ядро и ядро блуждающего нерва, которые выделяют адреналин в качестве реакции парасимпатической системы, чтобы замедлить сердце.

Другим примером является теплорегуляция. Терморецепторы в гипоталамусе реагируют на низкую или высокую температуру тела, отправляя сигналы вегетативным мотонейронам, производящим такие реакции, как дрожь или потоотделение. Гипоталамус также получает температурный сенсорный вход от температурных рецепторов в коже, активность которых передается через спинной мозг в гипоталамус.



Гипоталамус: контроль за симпатическим и парасимпатическим отделами

Одним из важных регуляторов вегетативной нервной системы является гипоталамус. Гипоталамус фактически представляет собой набор ядер, которые лежат ниже таламуса. Гипоталамус участвует в контроле за такими функциями организма, как голод, жажда, температура тела, усталость и циркадные ритмы.

АКТИВИРОВАНИЕ ГИПОТАЛАМУСА

Гипоталамус контролируется или активируется проекциями из таких областей мозга.

- **Продолговатый мозг.** Входы из вентролатерального продолговатого мозга несут информацию из желудка и сердца.
- **Миндалина и гиппокамп.** Входы из миндалины, как правило, связаны с воспоминаниями о страшных событиях, которые активируют симпатический отдел вегетативной нервной системы через гиппокамп. Присутствует широкий вход из гиппокампа в мамиллярное тело гипоталамуса, что позволяет другим компонентам памяти, включая память запахов, модулировать гипоталамус.
- **Ядро солитарного тракта.** Ядро солитарного тракта связывает висцеральные и вкусовые входы, которые контролируют пищевое поведение.
- **Голубое пятно.** Голубое пятно является основным производителем норадреналина в мозге. Гипоталамус проецирует в голубое пятно, место высвобождения норадреналина, и получает обратные проекции из голубого пятна об уровне секреции норадреналина (который также модулируется другими входами).
- **Орбитофронтальная кора.** Орбитофронтальный вход связан с физиологическими реакциями на награду и наказание.

Некоторые из этих сигналов подсознательны, но остальные вы осознаете. Например, если вы боитесь смотреть фильм ужаса, вы осознаете, когда ваша реакция “бей или беги” активируется: вы напряжены, ваше сердце начинает стучать быстрее, и вы можете начать потеть.


ЗАПОМНИ!

Возможно, активация происходит в нескольких низкоуровневых нейронных сетях и является настолько быстрой, что реакция “бей или беги” включается еще до того, как вы ее осознаете. Как отметил великий американский психолог Уильям Джеймс (1842–1910), это происходит не так, что мы видим медведя, пугаемся и бежим, скорее, мы видим медведя и бежим, а потом пугаемся. Однако некоторые современные гипотезы утверждают, что когнитивные и вегетативные реакции происходят одновременно.

ВЫДЕЛЕНИЕ НЕЙРОГОРМОНОВ

Как упоминалось ранее, для того, чтобы гипоталамус, а за ним и вегетативная нервная система, активировались должным образом, должна произойти сложная интеграция сигналов из центральной нервной системы.

Например, когда вы видите пресловутого медведя, ваша симпатическая система должна активироваться на основе таких вещей, как страх перед медведем, память о ближайшем убежище, куда вы должны бежать, и представление о потенциальном оружии, которое вы можете использовать. Затем симпатическая система должна усилить взаимодействие компонентов, связанных с кровотоком, таких как сердечный ритм и расширение сосудов, и соотнести выходы легких с усиленным кровотоком путем учащения дыхания и расширения бронхов. В то же самое время большинство систем, работу которых усиливает парасимпатическая система, таких как пищеварение, функции печени и желчного пузыря, должны быть подавлены. Во время бега температура вашего тела повышается, и это компенсируется потливостью. Если вы бежите достаточно долго, вы используете бóльшую часть доступной в вашем кровотоке глюкозы и начинаете перерабатывать молочную кислоту.

Односторонние ядра в гипоталамусе осуществляют этот контроль через секрецию *нейрогормонов* (гипоталамическое выделение гормонов), которые действуют на железу гипофиза в основании мозга для выделения специальных гормонов гипофиза. Вот некоторые из многочисленных гормонов, секретируемых гипоталамусом.

» **Вазопрессин.** Вазопрессин, пептидный гормон, контролирует проницаемость почечных канальцев, чтобы помочь реабсорбировать и сохранить необходимые вещества в крови, особенно воду, путем концентрации мочи. Вазопрессин также сужает периферическую сосудистую систему, повышая артериальное давление.

» **Соматостатин.** Существуют два пептида соматостатина, оба воздействуют на переднюю долю гипофиза. Эти пептиды ингибируют выделение тироид-стимулирующих гормонов и гормонов роста, когда их уровень слишком высок. Соматостатин также уменьшает сокращение гладких мышц в кишечнике и подавляет высвобождение гормонов поджелудочной железы.

» **Окситоцин.** Окситоцин известен в первую очередь своей ролью в детородной функции, он вызывает расширение шейки матки, увеличение грудных желез и стимулирует грудное вскармливание. Синтетический окситоцин (питоцин) иногда вводят женщинам во время родов, чтобы ускорить процесс. Уровень циркулирующего окситоцина также влияет на такое материнское поведение, как социальное признание, спаривание и женский оргазм. Было доказано, что

введение питоцина мужчинам усиливает их поведение, связанное с социальной кооперацией.

» **Гормоны роста.** Гипоталамус также контролирует секрецию некоторых гормонов роста, часть из которых также зависит от выделения соматостатина. Гормоны роста, такие как соматотропин, непосредственно влияют на снижение усвоения клетками липидов (жиров) и косвенно влияют на рост костей.

Перекрестные сигналы: когда вегетативная нервная система дает сбои

Симпатические реакции "бей или беги" отвлекают ресурсы организма от необходимых гомеостатических механизмов, таких как переваривание пищи, обеспечивая быстрое и длительное напряжение произвольных мышц. Если эта утечка становится постоянной и чрезмерной, увы, приходится платить. Хронический стресс — понятие, которым обычно обозначается постоянная повышенная активация симпатической системы. Конкретные физиологические эффекты хронической стрессовой гиперактивации симпатической нервной системы таковы.

» Подавление иммунной системы.

» Снижение роста (за счет подавления гормонов роста).

» Проблемы со сном.

» Дисфункция памяти.

Многие из этих симптомов связаны с высоким уровнем циркуляции кортизола, выделяемого надпочечниками.

Реакции на хронический стресс (как по форме проявления, так и по силе) значительно отличаются от человека к человеку. У женщин хронический стресс часто сопровождается накоплением жира вокруг талии, в то время как у мужчин при этом наблюдается снижение полового влечения и риск возникновения эректильной дисфункции. Оба пола могут испытывать депрессию, выпадение волос, сердечно-сосудистые заболевания, увеличение веса и возникновение язв. Даже алкоголизм и фибромиалгия связаны с хроническим стрессом. Эти проблемы могут возникнуть, даже если в окружающей среде не содержится никаких реальных угроз. Чрезмерный свет или шум, ощущение попадания в ловушку и социальная зависимость могут вызвать стресс. Он также может сопровождать нехватку сна и другие проблемы со здоровьем.

Не нужно из проблем, вызванных хроническим стрессом, сразу делать выводы, что любой стресс — это плохо. Недостаточная стимуляция, которую человек испытывает в скучном, однообразном окружении, как было доказано,

негативно влияет на обучение и развитие, а ряд недавних исследований показал, что интересное окружение даже замедляет рост злокачественных опухолей.


ЗАПОМНИ!

Во многих отношениях психологический стресс похож на физические упражнения. Умеренные упражнения помогают мышцам адаптироваться, наращивая силу. Но если упражнения слишком сильные или мало времени остается для восстановления, может появиться воспаление или устойчивое повреждение суставов, связок и сухожилий. Стресс работает так же. Люди (как и все животные) эволюционировали, чтобы справляться с ним и реагировать соответствующим образом на умеренную неопределенность в своем окружении.

Сладкие сны: сон и циркадные ритмы

Все животные с развитым мозгом (позвоночные и даже хордовые, например акулы) спят. Если вы представляете себе сон как время, проводимое в комфорте с любимой подушкой и мягким одеялом, то это не так: на самом деле сон — это состояние мозга и тела, в котором отсутствует или значительно снижено сознание, но сохраняется активность мозга. Сон — это не гибернация и не кома.

Несмотря на то что все млекопитающие, а также большинство рыб, рептилий и амфибий спят, реально никто не знает — почему. Гипотезы варьируются — от необходимости экономии энергии до некоторых преимуществ оставаться скрытым и неподвижным ночью, чтобы избегать хищников. И ни одна из предложенных теорий *функции* сна не считается общепризнанной.

Несмотря на отсутствие четких объяснений главной задачи сна, ясно, что в это время происходят важные процессы. Также ясно, что существуют разные виды (фазы) сна и что отсутствие сна приводит к вредным последствиям, например когнитивным нарушениям. В следующих разделах мы коснемся этого подробнее.

Синхронизация биологических часов под воздействием света

Единственное, что ученые знают о сне относительно хорошо — это то, чем он управляется. Цикл сна-бодрствования — это циркадный ритм, основанный на синхронизации внутренних биологических часов и воздействия утреннего освещения.

Внутренние часы состоят из набора взаимосвязанных клеток в ядре гипоталамуса, называемых *супрахиазматическим ядром* (СХЯ), что означает "ядро над хиазмой". Хотя активность этих клеток регулирует общий циркадный ритм

у людей и всех других позвоночных, эти клетки присутствуют также у примитивных организмов и одноклеточных образований, например водорослей.



Одной из функций таких ритмов в одноклеточных организмах является избегание репликации ДНК при высоком ультрафиолетовом освещении в течение дня. Другой функцией может быть стремление получить преимущества перед другими организмами, становясь наиболее активным непосредственно перед восходом солнца, не дожидаясь самого света.

Циклы циркадных ритмов в клетках контролируются генетической сетью. Важным игроком в сети является белок PER, уровни которого варьируются в течение 24-часового цикла. Экспрессия PER и некоторых других часовых белков, таких как CRY, контролируется другим белком, называемым CLOCK-BMAL. В циркадном цикле уровни PER повышаются, после чего запускающий их CLOCK-BMAL ингибируется, и они понижаются. Время циркадного цикла составляет примерно 24 часов, и это происходит практически во всех клетках организма и во всех жизненных формах на Земле, включая одноклеточные организмы.

Внутренние и природные циклические ритмы

Время циркадного циклического ритма в сети супрахиазматического ядра, как и в любой точке тела, составляет примерно 24 часов, но редко бывает точным. Внутренне циклическое время отличается от человека к человеку и может на несколько часов отклоняться от 24 часов. Фактически большинство людей имеют циклическое время примерно 25 часов. Наши внутренние циклы синхронизированы с 24-часовым природным циклом воздействием света, особенно яркого солнечного света в начале дня.

Ученые обнаружили отношение между внутренним циклическим временем и природным временем с помощью экспериментов, в которых добровольцы жили в закрытых комнатах, куда не доходили внешние сигналы о фактическом времени. Эти добровольцы начали "свободный бег" в соответствии с собственным внутренним циклом времени и тем больше отклонялись от фазы реального времени, чем дольше находились в изоляции. Многие слепые люди также находятся в свободном беге и с трудом справляются с реальными временн*ы*ми графиками, потому что, как правило, выпадают из фазы (интересно, что недавние исследования показали, что поддержание тусклого света в этих экспериментах влияло на проявление внутреннего временного цикла субъектов, тогда как поддержание их в реальной темноте показало результат, приближенный к 24 часам).

Роль ганглиозных клеток сетчатки

Механизм синхронизации внутренних часов с внешним светом включает в себя активность специального класса ганглиозных клеток сетчатки, которые называются *внутренними фоточувствительными ганглиозными клетками,* которые проецируются в супрахиазматическое ядро.

Эти клетки уникальны тем, что у них есть собственный зрительный пигмент, который позволяет им непосредственно реагировать на свет. Другими словами, они не управляются фоторецепторами сетчатки через обычную сеть обработки света сетчаткой (см. главу 5 для более подробной информации о работе и структуре сетчатки). Хотя у внутренних фоточувствительных ганглиозных клеток есть и “нормальный” вход фоторецепторов, это не тот вход, который контролирует циркадные ритмы.

Ученые знают это, потому что при некоторых дегенеративных заболеваниях фоторецепторов сетчатки у людей и животных происходит гибель всех фоторецепторов, но эти люди и животные все же могут синхронизироваться со светом. С другой стороны, такие заболевания, как глаукома, убивающие все ганглиозные клетки сетчатки, исключают возможность синхронизации.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Некоторые хладнокровные позвоночные, например лягушки и саламандры, имеют то, что иногда называется “третьим глазом” или “теменным глазом”, который выходит из шишковидной железы. Этот глаз не “видит” в традиционном смысле. Но находящиеся в нем внутренние фоточувствительные нейроны получают необходимое количество света, проходящего через тонкие черепа этих животных, чтобы синхронизировать их циркадные ритмы.

Разные фазы сна

Мало что известно о разнице в функциях четырех фаз сна. Что исследователи знают наверняка, так это то, что сон, вызванный циркадным ритмом, циклически проходит ряд характерных стадий, каждая из которых обладает уникальными свойствами.

Наблюдая за спящим, вы можете заметить явные отличия в движениях его глаз. На некоторых стадиях сна глаза спящего человека двигаются быстро и почти непрерывно, а на других, похоже, двигаются медленно. Этим отличается сон *быстрого движения глаз* (REM-сна) от сна *медленного движения глаз* (NREM-сна). Далее NREM-сон делится на отдельные фазы, обозначенные как N1, N2, N3 и N4 (некоторые источники не включают четвертую фазу NREM-сна). Фазы NREM-сна обычно происходят либо в восходящем, либо в нисходящем порядке, со случайными переходами от N2 до REM.

NREM-сон

Начальные фазы сна состоят в переходе от бодрствования к глубокому сну через фазы NREM-сна, обозначенные как N1, N2, N3, а иногда и N4.

На рис. 11.2 показан характерный отрезок фазы ночного сна, называемый *гипнограммой*. (Обратите внимание: REM-сон является самой близкой к пробуждению фазой.) Обычно спящий спускается в N1, а затем переходит к N2, N3 и так по порядку (хотя не всегда достигает N4 в первом цикле). Затем каскад сна возвращается обратно через N-фазы в REM-сон (около 90 минут после засыпания), затем опять откатывается назад. Часто позже ночью фазы становятся более мелкими, иногда не достигая N3 или N4. Также время от времени случаются короткие переходы от REM к мгновенному бодрствованию. (*Примечание:* этот рисунок демонстрирует "типичный" усредненный набор циклов. У разных людей есть так называемые разные паттерны, и паттерн одного человека может значительно изменяться от ночи к ночи.)

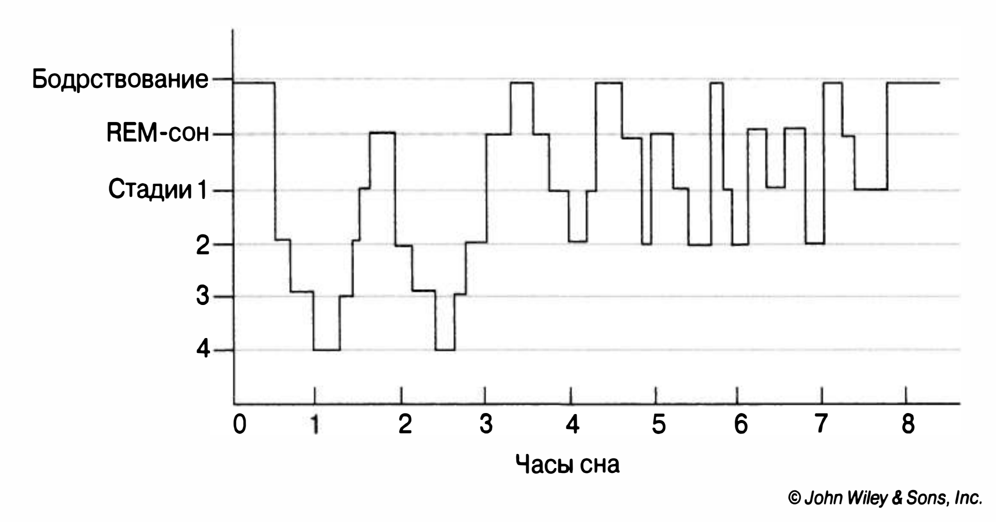


Рис. 11.2. Гипнограмма сна показывает стадии сна

Фазы NREM-сна демонстрируют отчетливые изменения в графиках ЭЭГ. На рис. 11.3 показаны типичные сигналы ЭЭГ, записанные во время стадий REM-сна и NREM-сна. (ЭЭГ обозначает *электроэнцефалограмму*, электрическую запись активности мозга.)

Нормальное бодрствование связано с преобладанием бета-ритмов в ЭЭГ, в то время как бодрствующая релаксация, например во время медитации, сдвигает ритмы ЭЭГ от беты до альфы. В ранней стадии сна присутствуют характерные медленные движения глаз, которые профессионально называются *медленными вращательными движениями глаз* (SREM). Примерно в это же время альфа-ритмы почти исчезают из ЭЭГ, и начинают преобладать тета-ритмы. На

стадии сна N2 также доминируют тета-ритмы, но они меняются на дельта-ритмы в N3 и N4. Стадия N4 — это самая глубокая фаза сна, от которого наиболее трудно пробудиться.

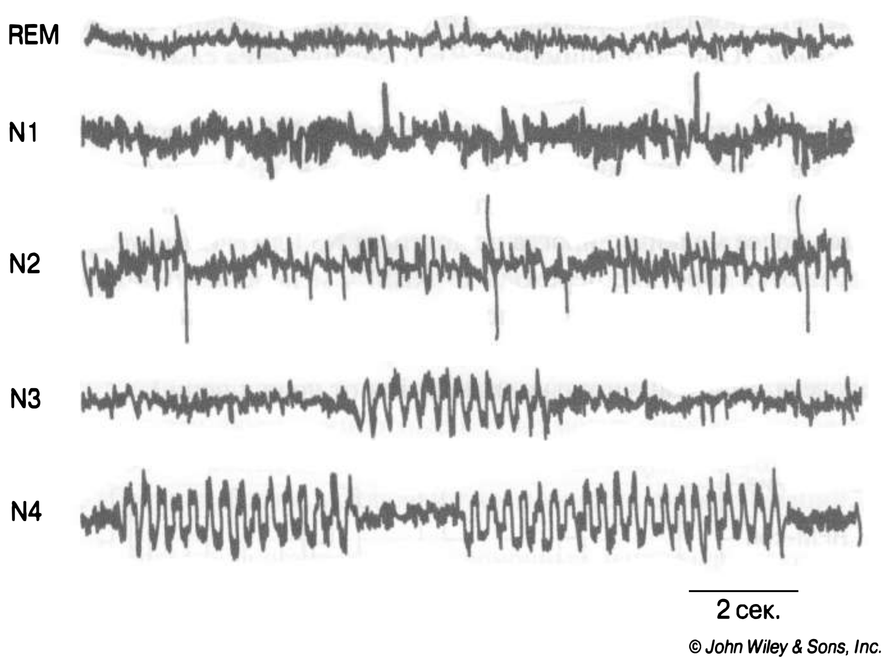


Рис. 11.3. Типичные графики ЭЭГ различных стадий сна

REM-сон

REM-сон — это фаза сна, в которой происходит большинство сновидений. Этот этап занимает около одной четверти от общего времени сна и характеризуется высокими частотами в ЭЭГ. Высокочастотная активность ЭЭГ объясняется тем, что происходящая во сне двигательная активность, например бег, связана с активностью лобной доли в областях секвенции движений, но ее выход блокируется в спинном мозге, таким образом фактическое движение тормозится, несмотря на активность в областях мозга, связанных с начальным управлением движения.

REM-СОН И ОБУЧЕНИЕ

Последние исследования показали, что REM-сон важен для закрепления обучения. Во время REM-сна все, что было выучено в этот день и удерживается в кратковременной памяти, переносится в долговременную память. Исследователи считают, что кратковременная память задействует синапсы в гиппокампе, которые временно усиливаются опытом с помощью длительного



потенцирования. Это синапсы, получающие совпадающий вход из различных областей коры, участвовавших в сенсорной репрезентации того, что изучалось (например, цвет и паттерн). Во время сна эти активированные синапсы гиппокампа возвращаются назад и активируют области коры, которые их активировали (см. главу 15 для получения дополнительной информации о памяти и гиппокампе). Это создает своего рода "резонансную" кортикальную сеть для такой репрезентации. Исследователи также утверждают, что синапсы, которые потенцируются во время дневной активности, возвращаются, так что мозг готов к обновлению роста синапса во время обучения.

Вот пример того, как гиппокамп переносит кратковременную память в долговременную во время сна. Эксперименты, в которых крыс обучали навигации в лабиринтах, показали, что последовательности активности клеток гиппокампа, которые кодируют расположение лабиринта, "повторно проигрывали" последовательность прохождения лабиринта во время сна крысы. Нехватка сна, особенно REM-сна, нарушала это воспроизведение и способность крысы запомнить происходившее во время дневной тренировочной пробежки обучение.



Также REM-сон представляется важным хотя бы потому, что депривация сна приводит к непропорциональной компенсации REM-компонентом сна. Исследования на людях показали, что, когда нас лишают сна, мы тратим пропорционально больше времени на REM-сон, чем на фазы NREM. Также младенцы не только спят больше, чем взрослые, но и тратят бо́льшую часть времени сна на REM.

ПОСМОТРИ СО МНОЙ МОЙ СОН

Сновидения обычно снятся во время REM-сна и лучше запоминаются, если человек пробуждается во время стадии REM или сразу после нее. Сны включают в себя образы и такие события, как полеты, которые являются буквально "фантастическими", т.е. не подчиняющиеся обычным физическим законам.

Во многих религиозных традициях сны считаются связанными с альтернативной реальностью, которая предвещает будущее или информирует сновидца о чем-то с помощью паранормальных процессов. Тем не менее с точки зрения нейронауки сны являются феноменом сознания, который сопровождает REM-сон, и нейронаука мало может рассказать о значении когнитивного контента сновидений. Поскольку фантастический аспект сновидений напоминает психопатическое мышление, сны могут представлять активность мозга, которая встречается у всех без исключения людей и не контролируется рациональными ограничениями в процессе сновидений.

С эволюционной точки зрения почти универсальность процесса сновидений у людей и свидетельства о том, что сновидения бывают и у других

млекопитающих, предполагает, что у снов есть какая-то функция. Контраргумент заключается в том, что REM-сон имеет функцию, но сами сновидения, просто происходящие в фазе REM-сна, бессмысленны. В настоящее время нет научного консенсуса в этом вопросе.

МИР СНОВИДЕНИЙ

Исследователи считают, что все млекопитающие и большинство, если не все, позвоночные спят. Несмотря на то что мы не можем напрямую узнать, видят ли животные, кроме людей, сны и каково содержание этих снов, ясно, что многие животные демонстрируют характеристики ЭЭГ REM-сна, сопровождающегося у людей сновидениями. Если животные лишены сна, они так же, как и люди, когда им дают спать, быстрее входят в REM-фазу и проводят больше времени сна в REM.

Вы можете легко заметить REM-сон у домашней собаки, наблюдая за движениями ее глаз через закрытые веки, подавленными подергиваниями тела и звуками, отличающими этот период сна от других, более глубоких не-REM-фаз.

Функциональные связи ритмов мозга

ЭЭГ — это запись, сделанная электродами, размещенными на волосистой части головы. Эти электроды показывают постоянную активность мозга, независимо от того, бодрствует человек или спит. Частоты в ЭЭГ отражают такие аспекты состояния мозга, как фазы сна или бодрствование во время пробуждения. Типы волн в ЭЭГ часто описывают как *ритмы* и обозначают буквами греческого алфавита — *альфа, бета, гамма, дельта* и *тета*. Сила каждого ритма — это величина амплитуды в полосе частот, определенной для этого ритма.

Тип ритма	Частота, Гц
Альфа	8–13 (циклов за секунду)
Бета	13–30
Гамма	30–100
Дельта	0–4
Тета	4–8

На рис. 11.4 показано, как выглядит доминирование каждого из этих ритмов в 4-секундном интервале. (*Примечание:* как правило, в реальной жизни одновременно активны несколько ритмов, и точная частота каждого ритма

изменяется со временем, поэтому реальный график ЭЭГ выглядят гораздо сложнее, чем на этом рисунке.)

Одной из главных функций ЭЭГ является обнаружение того, что называется *шпинделями*, или *иктальными* всплесками, встречающимися у пациентов с эпилепсией. Небольшое количество таких шпинделей обычно производится во сне N2, как, например, три высокоамплитудных двухфазовых спайка на рис. 11.3.

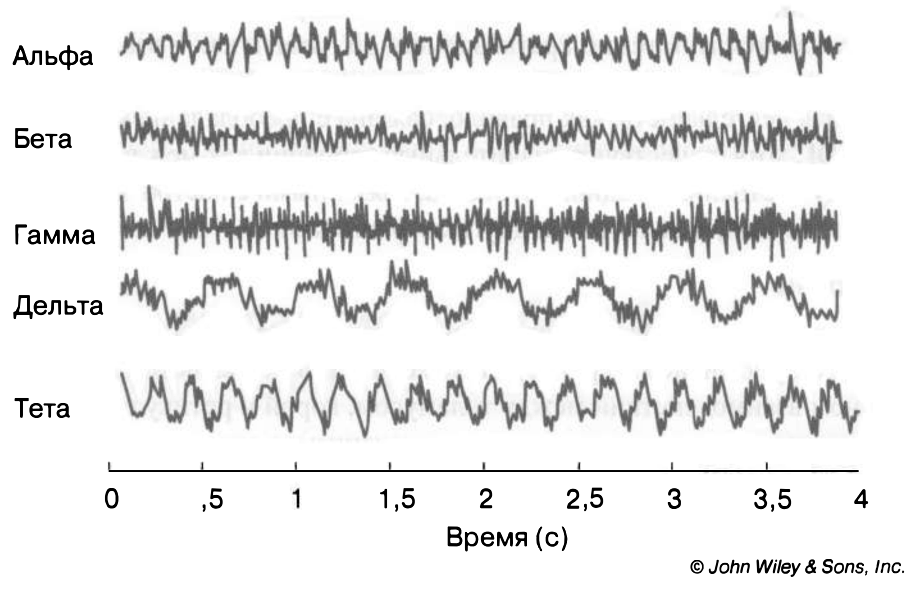


Рис. 11.4. ЭЭГ-ритмы с 4-секундным интервалом

Альфа-ритмы

Обычно альфа-ритмы ассоциируются с таким состоянием мозга, как медитация, и самые сильные из них бывают при закрытых глазах.



Популярное в 1960–1970-х гг. движение по углублению или развитию медитативного состояния сознания в домашних условиях использовало электронный мониторинг альфа-волн, чтобы с помощью устройства биологической обратной связи увеличить активность альфа-волн. Люди и даже животные, например кошки, действительно могут увеличить выработку альфа-волн с помощью биологической обратной связи. Исследование того, ведет ли усиленная выработка альфа-волн к когнитивной функции более высокого порядка, несколько выходит за рамки данного обсуждения, но ясно, что медитация (и молитва) могут уменьшить беспокойство.

Бета-волны

Бета-волны связаны с бдительностью. Они наиболее заметны в лобных долях и возникают при сосредоточенном обдумывании или мышлении, связанном с умственными усилиями.

Гамма-волны

Гамма-волны участвуют в обработке мозгом информации, в частности "связывании" разных областей мозга вместе через синхронизацию сигналов (в главе 14 обсуждается гипотеза о кратковременной памяти как о взаимодействии между тета-ритмами и встроенными гамма-волнами). В период бодрствования сознательная деятельность, как правило, связана с преобладанием бета- и гамма-волн ЭЭГ, хотя существуют значительные вариации как между субъектами, так и между состояниями одного субъекта, связанными с настроением, поставленными задачами, усталостью и другими факторами.

Дельта-волны

Дельта-волны почти всегда характерны для глубокого медленно-волнового сна (N3 и N4, упоминаемые ранее). Похоже, что они появляются при скоординированном взаимодействии между таламусом, корой и ретикулярной формацией под управлением гипоталамических механизмов сна.

Тета-волны

Тета-ритмы часто связаны с торможением в мозге, возникающим, когда подавляется обычная автоматическая реакция на стимул. Ученые утверждают, что они также связаны с воспоминаниями кратковременной памяти.

Управление циклами сна

Общее управление сном является частью циркадного ритма, опосредуемого супрахиазматическим ядром, которое синхронизирует все тело по одним часам. Эти часы "устанавливаются" под воздействием утреннего света с помощью внутренних фоточувствительных ганглиозных клеток сетчатки, которые проецируют в супрахиазматическое ядро через ретиногипоталамический тракт.

Управление конкретными циклами сна, например REM-сном, происходит с помощью активности нейронов в стволе мозга, в частности, так называемых *сонных клеток* в области покрышки в системе ретикулярной активации (диффузная "структура", которая распространяется от спинного мозга через мозговой ствол и включает области в многочисленных подкорковых структурах). REM также связан со снижением выделения нейромедиаторов — серотонина, норэпинефрина и гистамина, и с увеличением выделения ацетилхолина и дофамина.

Среди не-REM-фаз сна 3 и 4 стадии являются самыми глубокими. Их иногда называют *медленно-волновым сном* из-за доминирования в ЭЭГ дельта-волн (см. рис. 11.3 и 11.4). Известно, что медленно-волновой сон продлевается, если предыдущий период бодрствования продолжался дольше обычного. Тем не менее парадоксально, но некоторые сновидения происходят во время медленно-волнового сна, хотя и гораздо реже, чем во время REM-сна. Это было подтверждено пробуждением субъектов на этой фазе (согласно записям ЭЭГ).

Хотя на других стадиях сна уровни ацетилхолина по сравнению с бодрствованием повышаются, они относительно понижены во время медленно-волнового сна. Ученые выдвинули гипотезу о том, что высокие уровни ацетилхолина в REM-сне закрывают потоки информации из неокортекса в гиппокамп, в то время как низкие уровни ацетилхолина в медленно-волновом сне пропускают передачу информации из гиппокампа обратно в неокортекс как часть консолидации памяти.

Не такие уж сладкие сны: борьба с расстройствами сна

Около 40 миллионов американцев страдают от расстройств сна, достаточно серьезных, чтобы снизить качество их жизни. Более того, нарушения сна бывают чрезвычайно опасными, например для водителей-дальнобойщиков или людей, работа которых связана с высоким риском. Даже без каких-то лежащих в основе проблем, отсутствие достаточного времени на сон, например в период ухода за ребенком или сменного графика работы, либо частая смена времени, отведенного на сон, могут стать причиной серьезных расстройств в этой области. Многие расстройства сна также вызывают ряд проблем у людей с нормальной и достаточной возможностью высыпаться. Ниже приведены некоторые распространенные и/или примечательные примеры расстройств сна.

» **Первичная бессонница.** Бессонница (невозможность спать) называется *первичной*, когда у вас есть хроническая проблема с засыпанием или сном, для которой не существует другой известной причины (например, боль, которая не дает заснуть). Первичная бессонница может возникнуть, когда порожденная стрессом неспособность заснуть или поддерживать сон становится хронической, даже если стресс устранен. Первичная бессонница может также стать результатом поражения или повреждения гипоталамических центров контроля за сном, таких как супрахиазматическое ядро, или уменьшения высвобождения мелатонина, что, как считается, происходит по мере старения.

» **Нарколепсия.** Склонность к засыпанию в течение дня в неподходящее время называется *нарколепсией*. Нарколепсия иногда сопровождается *катаплексией* — внезапной мышечной слабостью, вызванной сильными эмоциями. Известно, что нарколепсию вызывают генетические мутации. Несколько штаммов лабрадоров и доберманов с генетической нарколепсией были выведены для научных исследований.

» **Синдром беспокойных ног.** Почти все произвольные движения мышц обычно подавляются во время сна. Однако люди с синдромом беспокойных ног (СБН) переживают движение конечностей во время сна, включая рывок, в основном ног, но часто и рук, и даже всего тела. СБН может варьироваться от очень легких случаев до достаточно серьезных, которые становятся причиной значительного нарушения сна. Он также может ухудшаться или внезапно прекратиться. Некоторые случаи СБН являются генетическими и часто связаны с дефицитом железа и дофамина.

Существует связь между болезнью Паркинсона, потерей дофаминергических клеток в черной субстанции (подробнее см. главу 10 о базальных ганглиях) и СБН. Беременность, некоторые антипсихотические препараты и нерегулируемый прием антигистаминных препаратов могут увеличить симптомы СБН.

» **Хождение во сне (сомнамбулизм).** Сомнамбулизм выражается в действиях, связанных обычно с бодрствованием, но возникающих во время медленно-волнового сна. Хотя его точная причина неизвестна, по-видимому, он возникает из-за генетического компонента, так как часто наблюдается у родственников. Обычно сомнамбулизм начинается в детском возрасте и уменьшается после созревания, давая почву теориям, что может быть связан с некоторой задержкой полового развития. Иногда он повышается при применении таких антидепрессантов, как бензодиазепины.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Во время лунатизма люди почти всегда не находятся в нормальном сознании и могут не только наносить себе вред, но и совершать насильственные действия. Этот феномен является проблемой для судебных систем, которые должны определить меру вины за подобные действия, и открывает большие возможности перед создателями мыльных опер.

» **Джетлаг.** Циркадные ритмы сводятся к циклам "день-ночь", меняющимся в постоянном круговороте и составляющим примерно 24 часа. Однако, если меняется световой цикл, — увеличивается или уменьшается количество "дневного света" (естественного или искусственного) — за несколько циклов может произойти смещение ритма. Конечно, наши предки в естественной среде никогда не



переживали таких проблем, но перемещение в самолете и скользящие рабочие смены при искусственном освещении в один прекрасный день могут изменить световой цикл у человека. Такое изменение вызывает проблемы со сном, известные как *джетлаг* — то, что происходит во время путешествий, когда ваше тело остается в старом циркадном цикле, несмотря на физическое нахождение в другом. Проблемы с джетлагом часто возникают у сменщиков, которые меняются сменами.

В последнее время в лечении джетлага определенный успех имеет использование мелатонина. Мелатонин — это гормон, вырабатываемый гипофизом в основном в период темноты, выделение которого прекращается при первом освещении. Прием мелатонина, чтобы заснуть в новом часовом поясе, был показан в некоторых случаях. Проблема с воздействием очень яркого света по утрам в новом часовом поясе также вполне решаема.

» **Апноэ сна.** Апноэ сна характеризуется аномальными паузами при дыхании во время сна, часто обозначаемыми храпом. При *центральном апноэ сна* дыхание прерывается недостаточным дыхательным усилием, а при *обструктивном апноэ сна* прерывание происходит из-за физической блокировки дыхательных путей, обычно сопровождаемой храпом. Обструктивное апноэ сна у мужчин, как известно, является частой причиной потери сна у женщин.

4

Интеллект: мышление, мозг и сознание

В ЭТОЙ ЧАСТИ...

» Многогранность интеллекта, который, даже если мистер Спок так не считает, включает важный компонент — эмоции

» Где и как в головном мозге происходит обработка мыслей от сенсорного входа до сознательного осознания

» Какая часть головного мозга отвечает за остальные его части: исполнительный уровень функционирования

» Что на самом деле происходит в головном мозге, когда мы обучаемся, вспоминаем и даже забываем то, что знали

» Как меняется структура мозга во время развития и обучения

» Что может пойти не так с мозгом при неврологических дисфункциях, психических заболеваниях и врожденных аномалиях, как и при злоупотреблении разными субстанциями



Глава 12

Что такое интеллект, сознание и эмоции

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- » Типы и происхождение интеллекта
- » Роль эмоций в когнитивной функции
- » Обработка эмоций лимбической системой
- » Детали работы сознания

Поскольку от людей требуется выполнение разных сложных задач, существует много разных типов интеллекта. Например, интеллект, необходимый для изготовления и использования инструментов, значительно отличается от интеллекта, необходимого для понимания того, что ваши действия сильно раздражают кого-то, способного вам навредить. Существует не только много разных типов интеллекта (взять хотя бы языковые и пространственные навыки), сам интеллект также проявляется на разных уровнях. Человек может демонстрировать нестандартный интеллект при выборе лошадей — претендентов на победу в скачках, и нехватку интеллекта, чтобы понять, что игра на ипподроме вряд ли будет надежным и постоянным источником дохода.

Тип интеллекта, изучаемый нами в школе, в основном полагается на правила (при определенных условиях происходит следующее...) и выражается с помощью языка. Противоположность полагающемуся на правила мышлению представляют собой эмоции. Эмоции — это чувства, часто не выражаемые в словах, вызванные обстоятельствами. Хотя их считают противоположностью

разуму, эмоции — полезная и необходимая часть познания. Они не только опосредуют такие управляемые инстинктами аспекты поведения, как избегание социальных оплошностей, но и делают возможным обучение и адаптивное поведение, которые не основаны на правилах. Повреждения в отдельных частях мозга, например в орбитофронтальной коре, могут изменить человека, оставив его IQ нормальным, но нарушив эмоциональную обработку и таким образом сделав неполноценным в нормальных жизненных ситуациях.

Эта глава посвящена интеллекту, эмоциям и *сознанию* — эксплицитному осознанию наших мыслей и переживаний, являющемуся высшим проявлением интеллекта.

Определение интеллекта

Интеллект — это то, что большинство из нас определяет, ссылаясь скорее на примеры, чем на какие-то конкретные правила. Интеллект проявляется в поведении, которое является адаптивным, а именно в реагировании на обстоятельства надлежащим образом, особенно когда они сложные и меняющиеся. Важным аспектом интеллекта является способность делать прогнозы. Эта способность обычно достигается с помощью обучения и его результата — памяти. Например, заметив появление туч на небе, вы можете посчитать разумным взять с собой зонтик, потому что на обратном пути вас может застать дождь, даже если сейчас дождя нет.

Определенная способность прогнозирования, бесспорно, заложена в наших генах. Интеллект был отобран эволюционными механизмами, потому что выработал адаптивное поведение — способность выбирать все более сложные цели и достигать их во все более сложном окружении.

Происхождение интеллекта: общий или специализированный?

Окружение, в котором мы, люди, находимся, является чем-то за гранью сложности для других видов животных, потому что бо́льшую его часть мы создали сами. Люди изменили свое физическое и социальное окружение, вплоть до создания в нем многочисленных микросред, требующих самых разных навыков: физических — для манипуляций такими предметами, как ручки и клавиатуры, социальных — для налаживания отношений, языковых — для общения, математических и пространственных — для чтения карт и навигации, и еще многих других.

Один из самых длительных споров в психологии и когнитивной науке заключается в том, является интеллект общим или подразделяется на отдельные способности.

ТИПЫ ИНТЕЛЛЕКТА

Вы можете разделить интеллект на так называемые *типы* по разным критериям. Стандартные вступительные экзамены в колледж обычно делятся на языковые и математические (а иногда и аналитические), тогда как известный факторный анализ интеллекта Дж. П. Гилфорда включает в себя 150 факторов в трех измерениях (содержание, результаты и операции). Относительно недавний компромисс — приведенные здесь восемь типов интеллекта Говарда Гарднера.

Интеллект	Способности или умения
Лингвистический	Понимание и использование языка
Логико-математический	Математическая и логическая аргументация
Пространственный	Навигация, геометрия и модели
Межличностный	Социальные взаимодействия
Внутриличностный	Собственная сила и слабость, мудрость
Телесно-кинестетический	Спорт, танцы, атлетика и тонкий двигательный контроль
Музыкальный	Пение, игра на музыкальных инструментах, сочинительство
Натуралистический	Понимание закономерностей природы и выживание в естественной, не созданной человеком, среде

Если более старые системы анализа интеллекта сосредоточены на факторах, соотносимых с успехами в школе и в западном индустриальном обществе в целом, то типы интеллекта Гарднера включают несколько неакадемических категорий.

С одной стороны, существует бихевиористская психологическая традиция, рассматривающая мозг как устройство, главным образом предназначенное для обучения, внутренняя структура которого в понимании обучения или поведения не важна. С другой стороны, существовали *френологи*, которые считали, что развитие определенных интеллектуальных черт связано с ростом мозга, который буквально заставляет череп над этой областью вздуваться. Изучая людей, которые, как предполагалось, обладали бо́льшими или меньшими способностями в разных областях, а затем связывая эти способности (или их

отсутствие) с относительной высотой разных областей на поверхности их черепов, френологи создавали сложные карты, определяющие местоположение десятков характеристик, начиная с математических способностей и заканчивая осторожностью (рис. 12.1).

Рис. 12.1. Френологическая карта мозга

Лежащие в основе френологии предположения сегодня полностью дискредитированы. Определенные области мозга не являются специальной или

уникальной картой определенных типов интеллекта. Не существует локальных областей мозга (неокортекса), которые растут и выдавливают наружу череп из-за развития определенных характеристик, например осторожности или скрытности.

С другой стороны, мозг также не является диффузным, недифференцированным сгустком, образующим связи, что и объясняют следующие разделы.

Сенсорные пути в определенные области мозга

Сенсорные входы и двигательные выходы проходят определенными путями и обрабатываются в основном в специальных областях, хотя большинство навыков связано со многими областями мозга. Например, префронтальная кора играет решающую роль в выполнении почти всех навыков, которых требует интеллект.


ЗАПОМНИ!

Повреждение конкретных областей мозга может значительно уменьшить некоторые навыки, например понимание языка или производительность, оставив другие относительно нетронутыми. Помимо языка, такие навыки, как понимание пространственной организации и манипулирование инструментами и объектами, также, как представляется, особо подвержено повреждениям в конкретных областях мозга. Эти факты, по-видимому, указывают на то, что интеллект специализирован.

На рис. 12.2 показано несколько примеров, когда специальные характеристики интеллекта особо подвергаются опасностям из-за локальных повреждений головного мозга. Например, ученые знают, что такие пространственные навыки, как навигация и распознавание паттернов, сильно зависят от коры правой теменной доли (верхнее изображение на рис. 12.2), тогда как язык зависит от областей Брока и Вернике в левой части мозга (объяснено в главе 13), как показано на нижнем изображении рис. 12.2.

Интересным синдромом, который, как выяснилось, относительно локализован, является *приобретенная амузия*, или потеря способности распознавать музыкальные мелодии, даже если язык и другие слуховые способности остаются нетронутыми. Амузия связана либо с односторонним, либо двусторонним повреждением слуховой коры высшего порядка в постериальной височной доле. Она возникает в результате повреждений правой или левой стороны, но чаще обеих сторон, вызванных двусторонним нарушением кровообращения средних церебральных артерий.

Пространственное восприятие

Амузия

Язык

© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 12.2. Отдельные области мозга, связанные с утратой конкретных способностей при повреждениях

Локализация, пластичность и восстановление после повреждений головного мозга

Люди могут восстановиться после сильного повреждения головного мозга, вызванного, например, ударами. Это восстановление возможно, потому что другие области мозга, как локальные, так и общие, берут на себя функции пострадавших областей.

» **Локальное восстановление.** Поврежденная область мозга и та, которая находится непосредственно рядом с ней, реорганизуются для восстановления утраченной функции.

- **Общее восстановление.** Этот тип восстановления более сложный, потому что включает использование разных областей мозга и путей для выполнения тех же задач тем же способом, или обучение альтернативным способам выполнения задач. Например, люди, пострадавшие от повреждения моторной коры, управляющей их правой рукой и плечом, могут научиться использовать свою руку для захвата объектов по-другому или больше полагаться на левую (запасную) руку.

Вы можете больше прочитать о пластичности в главе 16.

Составляющие интеллекта

Независимо от результатов спора о количестве факторов интеллекта, в решении большинства жизненно важных задач интеллект зависит от количества навыков. К ним относятся способность концентрировать внимание, кратковременная и долговременная память, способность к визуализации, мотивация и ожидания.

Самые высокие требования к интеллекту предъявляет задача принимать решения, выполнение которой зависит от знаний, визуализации, планирования и абстрактного мышления. Эти составляющие, как правило, выходят за границы лингвистического, логического и пространственного типов интеллекта. Творчество особо нуждается в интеллекте, но не обязательно является его прямым результатом. Некоторые очень творческие люди плохо проходят интеллектуальные тесты, а некоторые очень умные люди, говоря простым языком, похоже, не могут “мыслить нестандартно”.

Одной из мотиваций стремления определить лежащие в основе общего интеллекта факторы является надежда на то, что, усиливая их, вы можете улучшить интеллект. Второй является надежда на то, что определение лежащих в основе интеллекта факторов поможет ученым его понять.

Биологические различия

Стремясь определить влияние биологических различий на интеллект, ученые изучают разницу между людьми и другими животными. В таких экспериментах они обнаружили связь между интеллектом и отношением размера мозга к размеру тела, а также между интеллектом и относительным размером префронтальной коры.

Также изучались различия между людьми, но мало что можно сказать об интеллекте, сравнивая разных людей. Одна из трудностей состоит в том, что, несмотря на закономерную связь между интеллектом и размером мозга, малый размер мозга может быть результатом конкретных генетических патологий или влияния окружающей среды, например плохого внутриутробного питания или

злоупотребления матерью наркотиками. Поскольку подобные факторы также влияют на интеллект, невозможно прямо связывать размер мозга и его силу.

Интеллект, похоже, связан с объемом рабочей памяти и со сложностью волновых форм ЭЭГ, а также у мужчин (но не женщин) — со скоростью умственной обработки, измеряемой конкретным временем реакции. Однако, как и с другими поведенческими корреляциями, не ясно, являются ли эти явления причиной интеллекта или его следствием.

Воспитание

Насколько воспитание влияет на интеллект? Один из способов подхода к этому вопросу — наблюдать за воспитывавшимися отдельно однояйцевыми близнецами, чтобы понять, является ли генетический узор причиной их интеллекта, который должен быть, независимо от воспитания, почти одинаков. Если генетика решает все, IQ таких близнецов должны быть примерно одинаковыми. Однако IQ близнецов, за которыми наблюдали, как правило, совпадали лишь на 70%, что говорит и о значительном влиянии окружающей среды.

Тем не менее даже такой результат мог быть (и был) неверно истолкован. Ситуации, когда однояйцевые близнецы воспитывались отдельно, не являлись точно контролируемым экспериментом, основанным на случайной выборке. Например, степень, до которой приемные семьи напоминали биологических родителей, делала сходство результатов похожим на генетику. Кроме того, 50% генетики, предопределяющей интеллект, оставляли другие 50% окружающей среды. Что еще более важно, даже если влияние окружения в типичных экспериментах оказывалось крайне маленьким, это еще не означало, что некоторые нестандартные вмешательства, например новый метод обучения, не могли его увеличить.

ГЕНИИ

Любой человек, считающий, что знает толк в интеллекте, будет чувствовать себя униженным рядом с *гениями* — людьми с необъяснимыми экстраординарными умственными способностями, обычно проявляющимися в какой-то специальной области: способности умножать в уме два четырехзначных числа, мгновенно вычислять день недели определенной исторической даты, в фотографической или энциклопедической памяти и т.д.

Нейроученые не знают, почему гении могут это делать и почему остальные не могут. Некоторые гении обладают аномальным строением мозга (как старший брат героя фильма 1988 г. "Человек дождя" с участием Дастина Хоффмана, у которого не было мозолистого тела, соединяющего левое и правое полушария

мозга), но остальные имеют мозг, который в своем грубом строении оказывается совершенно нормальным.

Обладатели гениальных способностей не наслаждаются огромным жизненным успехом или счастьем. Многие из них обременены своей памятью или другими навыками, не могут отключить их и сконцентрироваться на проблемах реальной жизни. Часто гениальные навыки кажутся компенсацией за некомпетентность во многих других областях, необходимых для жизненного успеха. Например, многие, хотя не все, гении страдают аутизмом.

Если представить генетическую интеллектуальную одаренность людей как способность, тогда гении, похоже, указывают на то, что, либо большинство из нас и наполовину не использует свои реальные способности, либо существует какой-то не до конца еще понятый механизм или структура в мозге, которые награждают гениальными способностями лишь очень немногих.


ЗАПОМНИ!

Большинство ученых полагают, что правильно будет рассматривать генетический компонент интеллекта как способность. Существуют биологические ограничения объема рабочей памяти, скорости нейронной обработки и объема информации, которая может передаваться по специальным волоконным путям аксонов. Похоже, эти возможности ненамного отличаются от человека к человеку, но способность использовать их эффективно отличается значительно. Небольшие различия в генетическом наследии могут быть усилены опытом. Например, если ребенок умеет хорошо читать, он будет стремиться читать больше, и его словарный запас и знания о мире будут больше, равно как и способность к концентрации и терпению. Он будет делать больше того, что дает в результате более высокий интеллект, и будет делать это лучше во время обучения, чем любой другой ребенок, обладающий лишь немного меньшей начальной способностью к чтению.

Интеллект как адаптивное поведение

Ключ к интеллекту лежит в адаптивном поведении — широком и гибком, равно как и глубоком. Хотя гении в некоторых тестах, к примеру, показывают очень высокий уровень IQ, их общая неспособность добиться успеха в жизни и даже справиться с нормальной жизнью говорит о том, что IQ-тесты не ухватывают главную характеристику интеллекта. Проведите параллели между гениями, которые, скажем, могут сразу определить, что праздник Рождества в 1221 году выпал на среду, но не могут сами одеваться, и людьми с повреждениями в лобной доле, уровень IQ-теста которых выше среднего, но которые

не могут справиться с требованиями нормальной жизни, особенно если эти требования постоянно меняются.

Похоже, IQ-тест измеряет только определенную комбинацию уровней определенных внутренних способностей и делает выводы исходя из применения этих способностей, проявляющихся в виде конкретных навыков, приобретенных в любом конкретном возрасте. Тесты не измеряют таких вещей, как рассудительность, мудрость и самоконтроль, которые также необходимы для жизненного успеха. Навыки важны и порой способны вершить настоящие чудеса, но их далеко недостаточно.

Разные уровни интеллекта

Интеллект не только проявляется в разных областях, например в языке или пространственных манипуляциях, но и с разными уровнями компетенции. Самый низкий уровень компетентности, связанный с интеллектом, — тот, который проявился в низших формах жизни (одноклеточных организмах), самый высокий из известных нам уровень — человеческое сознание.

» **Гомеостаз в самых примитивных жизненных формах, например, прокариотах**. Одноклеточные живые организмы — первое большое деление между жизнью и не-жизнью. Прокариоты (клетки без отдельных ядер), например бактерии, поддерживают гомеостаз путем регулирования движения субстанций через свои клеточные стенки. Внутренние ферментные системы создают внутриклеточные структуры, регулируют потребление энергии и выделение отходов, а также деление для репродукции. Эти регуляторные функции можно считать наиболее примитивной формой интеллекта.

» **Клеточная специализация у эукариотов.** Эукариоты (клетки с ядрами) имеют внутренние органеллы — ядро и митохондрии. Они являются многокомпонентными организмами даже на одноклеточном уровне. Многоклеточные организмы состоят из эукариотических клеток, индивидуально специализированных для функционирования внутри более крупной организации. Эта внутренняя и внешняя клеточная дифференциация значительно увеличивает адаптивную силу организма.

» **Осознанность у позвоночных и, возможно, у головоногих.** Среди многоклеточных позвоночные (и, похоже, осьминоги и кальмары), кажется, демонстрируют осознанность. Осознанность подразумевает наличие внутренних моделей, которые используют многошаговые, но неинстинктивные стратегии достижения цели. У млекопитающих большая часть этих способностей возможна благодаря лимбической системе и ее взаимодействию с неокортексом. До настоящего времени ученые не смогли выяснить, какие процессы

позволяют осьминогам проявлять сложное адаптивное поведение при том, что их мозг мал и организован совершенно иначе, чем человеческий.

» **Сознание.** Высшее проявление интеллекта — это *сознание*, четкое осознание своих мыслей и переживаний. Как правило, человеческое сознание связано с языком, который позволяет нам маркировать и классифицировать то, что происходит в мире. Возникшее из языка сознание частично зависит от объема мозга, частично от его устройства и частично от конкретных способностей, таких как уникальный для людей язык. В рудиментарной форме сознание присутствует у приматов, но полностью представлено только у людей.

» **Метакогниция.** Метакогниция отражает самый высокий и самый абстрактный уровень умственной компетентности в сознании. Она связана с осознанием влияния собственных действий и способностью манипулировать абстрактными представлениями. Метакогниция включает в себя наблюдение за собой и своими действиями с точки зрения почти беспристрастного внешнего наблюдателя. Некоторые типы медитации и молитвы — примеры попыток войти в метакогнитивное состояние.

Интеллект об эмоциях

Обычно мы неправильно понимаем один из аспектов интеллекта — его связь с эмоциями. Неправильное понимание выражается в дихотомии, которая говорит о том, что интеллект рационален и основан на правилах, а эмоции инстинктивны, анималистичны и иррациональны.

Тем не менее эмоции можно рассматривать двумя способами, показывающими, что по своей природе они являются более низким, чем основанное на рациональных правилах, мышлением.

» **Эмоции очень важны в опосредовании социальных взаимодействий — самой сложной внешней среде, в которой существуют люди.** Из всех животных самыми умным являются те, которые стремятся к социализации или являются потомками социальных видов. Эмоция — это валюта, с помощью которой происходят такие сложные взаимодействия, как ролевые игры в социальных иерархиях.

» **Эмоция — это способ, которым мозг может сообщаться с выходом нейронной обработки для управления поведением, не выражающемся в правилах**. Например, большинство млекопитающих, включая людей, имеют врожденную боязнь змей. Когда еще детьми мы сталкиваемся с чем-то похожим на змею, задолго до того,

как узнаём, что это такое или в чем разница между ядовитыми и неядовитыми змеями, мы инстинктивно пугаемся и избегаем этого.

Высшие когнитивные системы заимствуют подход "приближение/уклонение" эмоциональной системы применительно к гораздо более сложным ситуациям с помощью обучения. Например, научившись водить машину, мы начинаем понимать, что двигающийся зигзагообразно по направлению к нам вид транспорта управляется тем, кто либо не обращает внимания на дорогу, либо не совсем в своем уме, и, чувствуя страх, съезжаем на обочину еще до того, как осмысленно осознаем это.

Отдельные мозговые центры влияют на эмоции. Мозговые области обработки эмоций являются филогенетически старыми, это подкорковые структуры, включенные в лимбическую систему (миндалина, перегородка, свод и передние таламические ядра; подробнее эти структуры описаны далее в разделе "Эмоции и лимбическая система"). Млекопитающие, особенно приматы, включают дополнительные кортикальные взаимодействия между более старыми эмоциональными системами и более новыми областями мозга, такими как орбитофронтальная кора.

Орбитофронтальная кора на высшем уровне регулирует систему эмоциональных реакций. Вместо того чтобы просто бояться опасностей, например пауков и змей, как запрограммировано инстинктами, мы можем бояться и научиться избегать сложных опасных ситуаций, например оскорблять своего босса или покупать подержанный автомобиль, не протестировав его.

Воспоминание о сильных эмоциональных реакциях

Орбитофронтальную систему "кора — миндалина" трудно представить себе видом интеллекта, потому что ее выход заключается в создании непростого чувства о ситуации, не выраженного в словах. Эта идея была сформулирована Антонио Дамасио из Университета Южной Калифорнии в виде *гипотезы соматических маркеров*. Предположим, что у вашего автомобиля заканчивается топливо в определенном месте на дороге, по которой вы часто ездите. Неудобство и потенциальная опасность ситуации в этот момент создают эмоциональный опыт. Несколько дней спустя, когда вы проезжаете мимо того же самого места, у вас, вероятно, возникнет непростое чувство, которое вы не сможете понять рационально и которое заставит вас проверить свой датчик топлива.

Данные говорят о том, что воспоминания, созданные в орбитофронтальной системе "кора — миндалина", являются очень прочными. Другими словами, практически любая ситуация, с которой вы столкнулись и которая имела неприятные последствия, создает воспоминание, активирующееся в аналогичных ситуациях. При необходимости рациональная часть вашего мозга

переосмысливает непростые чувства. Например, если вы побывали в автокатастрофе, то можете всю оставшуюся часть жизни, находясь в машине, испытывать беспокойство, но также можете переосмыслить это чувство, потому что вам нужно водить автомобиль. Оставаясь водителем, вы можете частично *приглушить* силу чувства, но беспокойство никогда не исчезнет окончательно.

Эмоции и лимбическая система

Лимбическая система представляет собой набор подкорковых ядер мозга с их взаимосвязями, которые считаются системой, эволюционировавшей, чтобы опосредовать примитивное инстинктивное поведение.

Мозговые структуры, обычно относящиеся к лимбической системе, включают миндалину, свод, гипоталамус, гиппокамп, таламус и поясную извилину (рис. 12.3). Первые три структуры участвуют в обработке эмоционально важных реакций, например отскок от змеи, а гиппокамп и таламус участвуют во многих корковых цепях, таких как память и сенсорная обработка, не имеющих

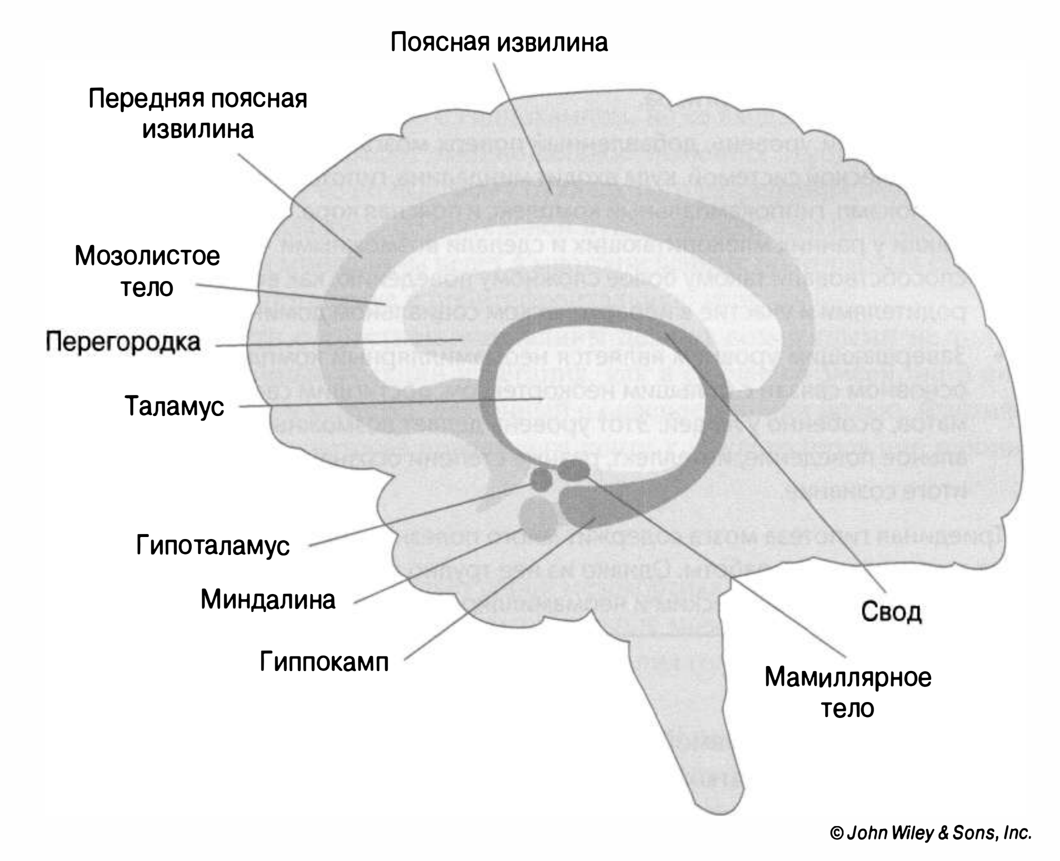


Рис. 12.3. Лимбическая система

очевидной связи с инстинктивными реакциями. Гипоталамус участвует в более низких "рептильных" функциях, таких как регуляция температуры и гомеостаза.

ТРИЕДИНАЯ МОДЕЛЬ МОЗГА МАК-ЛИНА

Одной из наиболее распространенных моделей устройства мозга является *триединая модель*, выдвинутая нейроученым Полом Мак-Лином в 1960-х годах и популяризированная в конце 1970-х годов в книге Карла Сагана "Драконы Эдема: рассуждения об эволюции человеческого мозга". Основная идея триединой модели заключается в том, что мозг имеет трехуровневую иерархическую структуру, в которой два верхних уровня эволюционировали как надстройка над самым низким, рептильным, уровнем. Теория Мак-Лина такова.

- Нижний, "рептильный", уровень (представленный ящерицами и змеями) имеет базальные ганглии как высший уровень организации (над стволом головного мозга и спинным мозгом у самых примитивных позвоночных и даже некоторых беспозвоночных). Базальные ганглии опосредуют такое инстинктивное поведение, как реакция "бей или беги", голод, защита территории и поиск партнера.
- Следующий уровень, добавленный поверх мозга рептилий, представлен лимбической системой, куда входит миндалина, гипоталамус, перегородка, гиппокамп, гиппокампальный комплекс и поясная кора. Эти структуры возникли у ранних млекопитающих и сделали возможными чувства, которые способствовали такому более сложному поведению, как воспитание детей родителями и участие в иерархическом социальном доминировании.
- Завершающим уровнем является неомамиллярный комплекс, который в основном связан с большим неокортексом, достигшим своего пика у приматов, особенно у людей. Этот уровень делает возможным сложное социальное поведение, интеллект, разные степени осознанности и в конечном итоге сознание.

Триединая гипотеза мозга содержит много полезных идей и оказала влияние на другие научные работы. Однако из нее трудно понять, где проходит линия раздела между лимбическим и неомамиллярным уровнями.

Гиппокамп

Гиппокамп является самой важной структурой, которая обеспечивает передачу информации из кратковременной памяти в долговременную. Он получает соединения практически из всего неокортекса, эти соединения картируются в синапсах, сила которых может меняться, если многочисленные входы активируются одновременно. Например, если какая-то обнаруживающая цвет область

в неокортексе сигналит — "серый", другая — "большой", а третья — "имеет хобот", нейрон в гиппокампе, куда проецируют все три таких нейрона, может стать частью детектора слона. Нейроны в гиппокампе проецируются назад в неокортекс, активируя те же сенсорные области, которые посылали исходные сигналы, и делают это так, что формируется ментальное представление о слоне.

Гиппокамп участвует в разных аспектах памяти, не только связанных с высокой эмоциональной значимостью (которая, по-видимому, является функцией миндалины, находящейся прямо перед гиппокампом). Многочисленные опыты с гиппокампом у крыс Джона О'Кифа и его коллег из Университета Аризоны показали, что бóльшая часть гиппокампа этих животных занята навигацией. Исследователи предположили, что память о навигации, возможно, была начальной эволюционной задачей гиппокампа, после чего он стал участвовать и в других видах памяти, особенно эпизодической (в главе 13 содержится больше информации о различии между эпизодической и семантической памятью).

Миндалина

Похоже, *миндалина* является частью другой сети памяти. Она имеет определенное структурное сходство с гиппокампом, но ее входы и выходы связаны со стимулами, которые имеют эмоциональное значение. Многие из входов в миндалину достигают ее по быстрому пути низкого разрешения, например непосредственно из таламуса, обонятельной луковицы или других подкорковых структур. Выход из миндалины ведет в многочисленные подкорковые структуры, в частности гипоталамус и орбитофронтальную кору.

Нейронные сети с участием миндалины делают возможными не только типичные врожденные реакции избегания, как в случае со змеей, но и способность запоминать контекст, связанный с опасностью или болью. Фактически это та сеть мозга, которая повреждена почти у каждого героя или героини фильма ужасов.

Передняя поясная кора

Поясная извилина представляет собой мезокортикальную (более старую, не относящуюся к неокортексу) область чуть выше мозолистого тела (большого волоконного тракта, соединяющего оба полушария головного мозга). Мезокортекс филогенетически старше неокортекса.

Недавние открытия, касающиеся антериальной части этой мезокортикальной области, показали, что она играет важную контролирующую роль, интегрируя деятельность многих других областей мозга. В частности, передняя поясная кора активируется при выполнении задач на обнаружение ошибок и при мониторинге противоречий, например как в тесте Струпа.

В тесте Струпа участник должен сообщать о цвете букв, из которых состоит слово, обозначающее этот цвет, причем некоторые значения слов отличаются от цвета букв. Другими словами, буквы, которыми написано слово "синий", имеют отличающийся от синего цвет, и тестируемый должен сообщать об этом другом цвете. Практически у всех субъектов, выполняющих эту задачу, возникают ошибки: они называют слово, обозначающее цвет, а не цвет букв, несмотря на подготовку. Вывод заключается в том, что у нормальных людей процесс чтения слов стал настолько автоматизированным, что мешает даже сознательным попыткам сообщать о цвете букв.

Передняя поясная кора также активируется ожиданием боли и, по-видимому, занимает решающее место в нейронных механизмах, связанных с вознаграждением и наказанием, зависящих от поведения. Например, если вы ударите по теннисному мячу так, что он не долетит до сетки, ваша передняя поясная кора активируется из-за чувств, связанных с неправильным размахом, так же, как и при правильном попадании мяча в сетку.

Активизация передней поясной коры, по-видимому, также зависит от осознания качества выполнения разных задач. Например, если вы оказались в трудном положении в шахматной игре, ваша передняя поясная кора будет активирована, даже если вы не думаете о каком-то конкретном плохом ходе. В такой ситуации она активируется как администратор для привлечения таких ресурсов, как повышенная концентрация, чтобы справиться с трудностями, которые у вас возникли при решении задачи.

Орбитофронтальная кора

Орбитофронтальная кора (также называемая вентромедиальной префронтальной корой) является антериально-медиальной частью префронтальной коры. Орбитофронтальная кора является решающей в оценке рисков и вознаграждений, а также того, что можно назвать "моральными суждениями". Пациенты с повреждением этой области могут иметь нормальный или превосходный интеллект по оценке IQ-тестов, но нехватку даже рудиментарных представлений о манерах или подобающем поведении в социальном контексте, также они почти полностью теряют боязнь риска, несмотря на четкое знание плохих последствий.

Роль орбитофронтальной коры стала известна благодаря случаю значительного повреждения этой области у железнодорожного работника по имени Финеас Гейдж. В результате неудачной установки взрывчатки во время железнодорожных работ трамбовочный железный прут навылет пробил голову Гейджа, пройдя через его орбитофронтальную кору. Гейдж потерял сознание лишь на короткое время и, казалось, почти сразу восстановился. После нескольких дней лечения, справившись с инфекцией, он вернулся на работу. Казалось, что после

инцидента ум Гейджа не пострадал, но все же он не был прежним человеком. Он стал импульсивным, агрессивным и безответственным — полной противоположностью себе прежнему. Также в результате крайне спекулятивных, неразумных инвестиций он растратил свои накопления и в конечном итоге был уволен с работы.


ЗАПОМНИ!

Орбитофронтальная кора и миндалина вместе образуют систему обучения требуемому поведению и избегания поступков с плохими последствиями, частично благодаря страху перед этими последствиями. Многие случаи, подобные случаю Гейджа, наряду с экспериментами в области томографии мозга, подтверждают важность орбитофронтальной коры в обучении и демонстрации уместного поведения.

Что такое сознание

Ранее нейроученые отказывались говорить о сознании, потому что никто не мог его определить, и не было надежды найти нейронную основу, объясняющую отсутствие сознания у собаки и наличие сознания у человека. Это существенно изменилось по следующим причинам.

» Исследования в области томографии мозга показали значительные различия в паттернах активности, связанные с сознанием.

» Когнитивная нейронаука и искусственный интеллект смогли приблизиться к пониманию того, что такое осознание и чем оно отличается от сознания, хотя и связано с ним. Одна из ключевых идей — это различие между осознанием и осознанием осознания.

Предположения о сознании

Ниже приведено несколько интересных представлений людей о сознании и оценки того, являются ли их идеи точными.

» Одно из самых общих выраженных чувств о феномене сознания — это ощущение его целостности. Каждый из нас чувствует, что является целостным, неделимым сознательным существом, которое всегда знает то, что знает, и не знает того, чего не знает.

Однако перцептивные иллюзии говорят нам о том, что наше представление о реальности может быть искаженным. Забывчивость, которую временами все мы испытываем, указывает на то, что наш мозг

не является банком данных, где есть постоянный доступ к какому-то конкретному воспоминанию. И если нет каких-то новых известных нам данных, относящихся к информации, иногда мы меняем свое мнение.

» Также, как правило, мы чувствуем, что, хотя импульсы и желания время от времени вторгаются в наш ум, сущностный центр сознания делает окончательный выбор между принятием решения о действии или наложением вето.

Импульсы, на которые сознание не наложило вето, находятся в центре юридического понятия вины и понятия греха во многих религиозных традициях. Однако импульсивные поступки, о которых мы позже сожалеем умом, своим существованием опровергают то, что наше сознание всегда имеет первостепенное значение. У всех нас бывают моменты: "О чем я тогда только думал?", которые убеждают нас в том, что наше сознание не является твердым и инвариантным, а зависит от невидимых и неосознаваемых нами внутренних и внешних сил. Привычки, подталкивающие вас к опасности, могут довести до пересечения грани, несмотря на вашу рациональную веру в себя и самоконтроль.

» Большинство из нас чувствует, что независимо от того, насколько умной может стать машина (представьте компьютеры, которые были созданы для игры в шахматы, или IBM Watson, играющий в телевизионную викторину *Jeopardy!*), даже предположительно она не может иметь такого центрального ядра сознания.

Практически никто не верит в то, что какой-то современный компьютер является сознательным или хотя бы может приблизиться к этому. Помимо этого, есть два больших научных лагеря. Один утверждает, что электронная машина *никогда* не будет сознательной, потому что машины просто сделаны из другого материала. Другой рассматривает разницу между сознательными машинами и современными компьютерами как разницу между сознательными людьми и осознающими, но бессознательными шимпанзе: т.е. это вопрос силы мозга, которая просто искусственно еще не достигнута. Когда компьютеры будут достаточно мощными, чтобы соответствовать человеческому мозгу в отдельных инструкциях, выполняемых за секунду, они станут сознательными.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Футурист и предприниматель Рэй Курцвейл подсчитал, что эта точка вычислительных способностей ("сингулярность") должна быть достигнута ранее 2030 года, поэтому большинство живущих сегодня людей ставят целью жизни увидеть, произойдет ли это в действительности.

Типы сознания

Наиболее распространенный синтаксический анализ сознания разделяет чистую осознанность и сознание.

- **Осознанность.** Осознанность подразумевает уровень перцепции, который может определять поведение и ощущаться как опыт. Если сравнивать ее с сознанием, осознанность лишена, главным образом, языка, посредством которого опыт интерпретируется в рациональную схему. Некоторые медитативные традиции, к примеру, пытаются достичь в уме состояния осознанности без какого-то общего полагания на интерпретацию или реакции.
- **Сознание.** Главным образом, сознание связано с языком, в нем языковые механизмы каталогизируют и соотносят опыт, созданный осознанностью, с общей рациональной схемой, привязанной к памяти. Нобелевский лауреат Джеральд Эдельман, который переключился в своих исследованиях с молекулярной биологии на нейронауку, назвал сознание "запомнившимся настоящим". Это запоминание связывает текущий опыт с предшествующими понятиями, воплощенными в языке.

Изучение сознания

Хотя ранее нейроученые избегали дискуссий о сознании как относящихся к царству философии, сегодня различные типы сознания считаются по крайней мере частично связанными с различиями в нейронной активности, которую, в принципе, можно измерить. Вопрос состоит в том, как исследовать то, что является индивидуальным внутренним опытом. Нейроученые используют два основных метода, которые можно назвать "разделяй и властвуй" и "застань врасплох":

- **Метод "разделяй и властвуй".** Этот подход включает в себя разделение некоторых состояний мозга, в которых человек сознателен, от ближайших их эквивалентов, в которых человек не сознателен. Примеры включают разницу между сном и бодрствованием, комой и параличом, повреждениями головного мозга, не устраняющими сознание, и теми, которые устраняют.
- **Метод "застань врасплох".** При этом подходе исследователи обычно сравнивают слегка отличающиеся ситуации, которые приводят к большой разнице в сознании. Часто внутри такого метода лежит идея о том, что существует своего рода непрерывность между неосознанностью и осознанностью, и затем и полной сознательностью.

Из разных моделей сущностной природы сознания следуют важные выводы. Если сознание представляет собой непрерывность, воплощенную в большом объеме мозга, тогда у животных с большим мозгом, например шимпанзе, есть некоторая степень сознания, как предположительно и у компьютеров в ближайшем будущем. Если сознание является результатом языка, тогда каким будет статус человека, потерявшего языковую функцию (не только способность говорить, а способность мыслить вербально)? Если сознание нуждается в конкретной сети нейронов или хотя бы типе нейронных клеток, то интересно, имеется ли такая сеть или тип нейронов у каких-то других животных, и есть ли люди без них, и можно ли реально их смоделировать у машин?

До настоящего времени лучшие опытные данные о людях были получены из сравнений между в остальном одинаковыми сознательными и несознательными состояниями мозга.

Сон и бодрствование

Состояния сна и бодрствования характеризуются различными ритмами ЭЭГ. В состоянии бодрствования мозг проходит циклы альфа-, бета-, гамма- и тета-ритмов. В не-REM-сне преобладают дельта- и тета-ритмы (см. главу 11 для большей информации о стадиях сна).

Во время REM-сна (быстрого движения глаз), в котором мы видим сновидения, ритмы ЭЭГ очень похожи на те, которые возникают во время состояния бодрствования. Поэтому возникает вопрос, не напоминает ли сновидение больше состояние сознания, чем не-REM-сон?

Большинство нейроученых, вероятно, согласятся с тем, что ЭЭГ-ритмы REM-сна и бодрствования связаны с некоторыми аспектами деятельности мозга, в которых поддерживается или может поддерживаться сознание. Кроме всего, сновидения в REM-сне можно запомнить. Они содержат изображения, действия, сюжеты, диалоги и другие умственные процессы, происходящие в бодрствующем сознании. Проснувшись в фазе REM-сна, люди могут сказать, что видели во сне, как будто их прервали во время обычной сознательной активности.

Таким образом, в схеме сна, состоящей из противоположных фаз, REM-сон имеет эмпирические характеристики, аналогичные бодрствующему сознанию, и похожие ритмы ЭЭГ, чего нельзя сказать о не-REM-сне.

Нейроученые также обнаружили, что REM-сон демонстрирует более последовательный паттерн синхронной активности, включающей взаимодействие между лобной и другими кортикальными долями, чего нет в не-REM-сне. Вывод, который подтверждается и другими данными, заключается в том, что сознание прежде всего зависит от взаимной активности лобной и других долей мозга.

Кома и паралич

Мозговые травмы могут вызывать ряд эффектов — от паралича до полной утраты сознания. Паралич может происходить с потерей сознания или без нее. Есть много случаев паралича, в которых единственным произвольным движением, которое может сделать пациент, является моргание. Хотя, на первый взгляд, с такими пациентами обходятся как с бессознательными, попытки общаться (например, "одно моргание означает "да", а два — "нет") часто бывают успешным. Пациенты, у которых отсутствует даже возможность моргать, почти всегда считаются находящимися в вегетативном состоянии, хотя томография мозга и другие методы показывают, что даже в этом случае некоторые из них осознают то, что происходит вокруг.

Давно существует гипотеза *треугольника Коттерилла* о том, какие области мозга поддерживают сознание. Согласно этой гипотезе сознание высшего уровня требует участия сенсорных областей коры, таких как теменная или затылочная доли; лобных долей, особенно премоторных областей, и таламуса.

Недавние эксперименты с пациентами в вегетативном или похожем состоянии подтверждают эту идею. В одном из экспериментов знакомая музыка играла для пациентов без признаков реакций, когда исследователи делали томографию их мозга. Первичные сенсорные области мозга у коматозных пациентов и людей под анестезией обычно реагируют на сенсорный вход. Этот вход, как правило, также передается через таламус в лобные доли. Однако исследователи смогли отличить действительно коматозных от "закрытых", невосприимчивых пациентов, потому что у первых сигнал обратной связи возвращался из лобных долей обратно в сенсорные области коры, но такого сигнала не было у действительно вегетативных пациентов.

АНЕСТЕЗИЯ И СОЗНАНИЕ

Хотя люди часто описывают анестезию как "засыпание" или "отключение", находиться под анестезией и спать — не одно и то же. Цель анестезии заключается в создании искусственного состояния бессознательности, в котором нет не только реакций на такие болевые стимулы, как хирургическое вмешательство, но и осознания (или последовательности воспоминаний о раздражителях). Анестетики не подавляют всю деятельность мозга, а только активность, связанную с сознанием.

Одна из величайших неразгаданных загадок в нейронауке заключается в том, что никто даже примерно не знает, как работают анестетики. Некоторые из них, например изофлуран и оксид азота, являются инертными газами, в то время как другие, например кетамин и барбитураты, являются

агонистами для конкретных нейромедиаторных рецепторов (например, рецепторов глутамата NMDA) и мешают прохождению сигналов, которые должны вызывать реакцию.

Многие анестезирующие средства объединяет способность растворять липиды (жиры), это говорит о том, что эти анестетики мешают нейронной передаче, проникая в миелиновую оболочку, окружающую многие аксоны, или в саму мембрану нейронов. Однако механизм их избирательного действия в отношении изменения состояния сознания плохо изучен. То же самое касается таких интоксикантов, как алкоголь.

Дискуссия об уровнях сознания и анестезии имела ряд важных практических следствий для многих родителей, дети которых нуждались в хирургических операциях (например, обрезании) сразу после рождения. Врачи привыкли воздерживаться от анестезии в этих ситуациях, поскольку утверждалось, что (1) анестетики опасны для новорожденных, как с точки зрения риска смерти, так и потенциального нанесения вреда нервной системе; и (2) так или иначе, дети не являются по-настоящему сознательными существами и не будут помнить о любой операции, с анестезией или без нее. Мнение медицинского сообщества, похоже, повернулось в сторону использования анестетиков, хотя данные изменения в практике произошли без каких-либо конкретных открытий в области нейронауки.

Повреждение головного мозга

Повреждение высших областей головного мозга, например коры, может привести к потере некоторых конкретных аспектов сознания или всего сознания. Хотя серьезное повреждение мозгового ствола, как правило, приводит к быстрому фатальному исходу (эта область мозга контролирует основные гомеостатические механизмы, например артериальное давление, частоту сердечных сокращений и дыхание), повреждение коры, как правило, заканчивается более специфичными дисфункциями. Рассмотрим следующие примеры.

- Повреждение височной или латеральной префронтальной доли может повредить кратковременную память и функции обучения, оставляя нетронутой долговременную память.
- Общая *ишемия* (нарушение кровотока и, следовательно, оксигенации) может привести к временной амнезии.
- Повреждение области Вернике на стыке между теменной и височной долями (см. главу 6) влечет за собой неспособность понимать язык без потери общей осознанности; конечно, непонимание языка значительно меняет качество этой осознанности.




Два мнения и компромисс

Связь языка с сознанием является одним из тех вопросов нейронауки, где ведутся самые горячие споры. Как правило, ученые делятся на два лагеря: те, кто думают, что язык является сознанием, и те, кто думают, что возможны и неязыковые формы сознания.

ИСКУССТВЕННЫЙ ИНТЕЛЛЕКТ

Споры о том, смогут ли когда-нибудь машины стать сознательными, продолжаются. Но факт состоит в том, что целью их создания было обучение, интеллект и сознание. Полвека назад компьютеры были запрограммированы для игры "крестики-нолики". Позже они могли играть в простые, а затем и сложные шашки, но скептики утверждали, что компьютеры никогда не смогут овладеть такой высокоинтеллектуальной игрой, как шахматы. Затем в 1997 г. IBM Deep Blue победил чемпиона мира по шахматам Гарри Каспарова.

Сегодня компьютеры Google управляют автомобилями, возможно, лучше, чем люди. Но когда программиста Google спросили, что выберет машинный компьютер при неизбежном столкновении — беременную женщину или двоих людей, его ответ свелся к тому, что компьютер просто видит пятна. Если он не может пропустить все пятна, то, вероятно, выберет наименьшее. Другими словами, компьютеры способны справляться с ситуациями согласно программному коду (неважно, заученному или содержащемуся в программе), в котором отсутствует понимание мира за пределами задачи запрограммированной классификации.

Последний тренд когнитивной психологии заключается в признании того, что интеллект всегда "ситуативен" в определенной специфичной форме. Большая часть знаний человека и животных о мире и о том, как люди и объекты взаимодействуют, вытекает из непосредственного опыта о мире. Почти невозможно представить, что любая основанная на правилах система без такого опыта могла бы приблизиться к человеческому интеллекту и сознанию, вытекающим из него. Могли бы мы воспитать робота как ребенка? Должны ли мы это делать? Какие будут права и обязанности у машины, которая сможет им стать?

Некоторые исследователи полагают, что, поскольку люди думают словами, внутренняя речь — это сознание. Тот факт, что немногие из нас помнят что-то из своей жизни до двух лет, считается следствием глубокой реорганизации нашего мозга, происходящей после того, как мы выучим язык, предположительно являющийся основой сознания. Более того, хотя такие животные, как шимпанзе, могут научиться применять слова для обозначения объектов, они не используют грамматику и, следовательно, не имеют языка; т.е. по определению

у них нет сознания. Это также подразумевает, как упоминалось ранее в этой главе, что люди, которым не хватает внутренней речи (а не просто способности говорить), не будут считаться сознательными.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Одним из самых известных исследованных случаев связи языка с сознанием был случай Хелен Келлер, которая была полностью нормальным ребенком до 19 месяцев, пока неизвестная инфекция не поразила ее зрение и слух. Девушка влачила существование, похожее на жизнь животных, пока Энн Салливан (которую рекомендовал Александр Грехам Белл, исследователь глухоты и изобретатель телефона) не приехала в Алабаму, чтобы научить Хелен языку жестов. Записи самой мисс Келлер о своей трансформации дают понять, что она вела почти бессознательное, подобное животным, существование, до тех пор пока не получила доступ к языку и возможности общаться.

Другие исследователи указывают на визуально-пространственное мышление и воображение как на примеры неязыковых форм сознания. Архитектор может спроектировать сложное здание с мельчайшими деталями с помощью ментальных образов, не разговаривая с самим собой словами во время процесса. Действительно ли можно спроектировать здание, используя полученные во время обучения знания без участия сознания?

Компромисс, который я предлагаю здесь, состоит в следующем. Ментальные образы без внутреннего разговора с собой могут быть сознательными, но в большинстве случаев оставаться устойчивыми не более, чем несколько часов. Какие бы мысли не возникали во время невербальной стадии воображения, в конечном счете они должны быть переведены обратно в слова, потому что мысли, которые возникли в этом состоянии, необходимо запомнить в форме, пригодной для использования. Также возможно, что даже в предполагаемом состоянии невокального воображения в реальности происходит субвокализация, но память об этом подавляется.


ЗАПОМНИ!

По-видимому, сознание зависит от способности общаться многочисленными способами — от разговоров между людьми, до сообщений, передаваемых из фронтальной доли в другие части мозга.

Бессознательная обработка: псевдослепота, игнорирование и другие феномены

Большинство людей склонны думать, что наше центральное сознание работает постоянно и выбирает какой-то аспект из происходящего в мозгу, чтобы






обратить на это внимание. Но одним из наиболее важных достижений последних десятилетий в области нейронауки стало понимание того, что мы сознаем лишь малую толику происходящего в нашем мозгу. Большая часть нашей нейронной обработки выполняется бессознательно, на заднем плане, и достигает сознания только при очень специфических обстоятельствах.

Например, я отчетливо помню тот день, когда мой младший брат попросил меня научить его завязывать галстук — то, чем я занимался каждый день, пять раз в неделю в течение нескольких лет. Я был полностью озадачен, пытаясь показать ему, как это делается, и во время урока сам не смог завязать "полувиндзор". Всего несколько лет назад я сознательно выполнял все эти шаги, чтобы научиться завязывать конкретно данный узел. Чтобы запомнить всю последовательность шагов, безусловно, потребовались сознательные усилия, и для шимпанзе это было бы трудно или невозможно. Однако с тех пор процедура стала для меня *автоматической*, или *процедурной*; мое участие в процессе завязывания галстука заключалось лишь в сознательном решении начать процедуру, после того как я выбирал тот, который хотел надеть.



Общепринятое представление о сознании заключается в том, что мы видим, слышим и обоняем то, на что обращаем внимание (следует признать, что внимание может быть перенесено от чего-то еще на новый или значимый стимул). Другими словами, эта идея состоит в том, что стимулы, которые мы игнорируем, не достигают памяти. Следовательно, чтобы увидеть и запомнить что-то, мы должны это сознавать; все остальное, как фон, игнорируется и забывается. Но, как показывают ситуации, описанные в следующих разделах, не всегда бывает так.

Ситуация с "коктейльной вечеринкой"

Классическим примером бессознательной обработки является ситуация с "коктейльной вечеринкой". Вы увлечены разговором с одним человеком, но в пределах вашей слышимости находятся люди, которые обсуждают что-то еще. В целом вы блокируете другие разговоры, и, если вас спросят позже, не сможете вспомнить какие-то подробности. Но если кто-нибудь в одном из этих разговоров упомянет ваше имя, вы мгновенно включаете сознание и, возможно, вспомните все пропущенное мимо ушей предложение, в котором только что упоминалось ваше имя.

Зрячая слепота (псевдослепота)

Знаменательным медицинским открытием, показывающим нарушение связи между способностью мозга регистрировать событие и сознательным

осознанием этого события является феномен, называемый *псевдослепотой*. При псевдослепоте субъект способен сообщать некоторые детали о стимуле без сознательного осознания представленного стимула.

ЭКСПЕРИМЕНТЫ С ПСЕВДОСЛЕПОТОЙ

Псевдослепота впервые была описана Лоуренсом Вейскранцем, британским психологом, теперь почетным профессором психологии в Оксфорде. Вейскранц исследовал зрительные способности пациента, у которого была разрушена практически вся первичная визуальная область V1 с одной стороны мозга (см. главы 2 и 5 об областях мозга, которые опосредуют зрение). Поскольку основной путь обработки корой зрения проходит через V1, такие пациенты слепы в *гемиполе*, или сенсорном поле, расположенном в стороне, противоположной стороне поражения (правая часть мозга обрабатывает левое гемиполе и наоборот).

Интересное открытие Вейскранца состояло в том, что, поместив объекты в слепом гемиполе пациента, в котором, как утверждал пациент, он никогда ничего не видел, Вейскранц просил пациента либо угадать приблизительное местоположение объекта, либо назвать, какой из нескольких возможных объектов там находится. Когда пациента заставляли угадывать, он правильно идентифицировал объект с более высокой точностью, чем статистическая погрешность. Другими словами, объекты, по словам пациента, он не видел, но с большой степенью точности отвечал на вопросы об объектах, которых не видел.

ГИПОТЕЗЫ О ТОМ, КАК РАБОТАЕТ ПСЕВДОСЛЕПОТА

Началась большая дискуссия о нейронных механизмах, опосредующих такую зрячую слепоту. Одна из гипотез допускает, что подкорковые структуры, получающие информацию из сетчатки, например верхнее четверохолмие, должны поддерживать такой вид визуальной обработки. Противоположная гипотеза допускает, что какая-то часть V1 сохранилась (практически не бывает случайных поражений мозга у людей, которые бы на 100% отключали любую конкретную область мозга и не наносили ущерб какой-либо другой соседней области), и эти “спасенные острова V1” должны поддерживать способность отвечать на вопросы о представленных объектах.

В любом случае ясно, что без какой-либо большой части V1 не бывает сознательного осознания предметов, представленных в области визуального поля, которое обслуживалось этой частью V1, но сохранило визуальную обработку.

Подсознательное восприятие и праймирование

Одной из причин, по которой нейроученые интересуются псевдослепотой, является выяснение, связано ли это с феноменом подсознательного восприятия. Классическим примером подсознательного восприятия является вставка одного кадра с изображением попкорна в каждое x-число кадров фильма. Зрители не могли сознательно обнаружить единственный кадр, но первоначальные отчеты говорили о том, что большее количество людей выстраивалось в очереди за попкорном в антракте во время фильмов с этими добавленными кадрами. Такая "подсознательная реклама" была запрещена законом, хотя последующие контролируемые эксперименты показали, что феномена подсознательного влияния на решение о покупке реально не существует.

Недавние и более сложные эксперименты обнаружили небольшое влияние, и подсознательное восприятие теперь смешалось с феноменом *прайминга*, в котором бессознательное воздействие стимула влияет на последующий выбор. Например, если вам в течение какого-то времени показывали фотографии рек и после этого попросили перевести английское слово "bank", то вашим первым вариантом, скорее всего, будет "берег реки", а не "место для размещения денег". Учитывая тот факт, что сотни миллиардов долларов тратятся на рекламу, потенциальная эффективность бессознательно воспринимаемых образов продолжает представлять значительный интерес.

Игнорирование

Повреждения в более высоких визуальных путях, например в визуальной части теменной доли, как правило, порождают феномен, называемый скорее *игнорированием,* а не слепотой. Игнорирование — это склонность не замечать зрительные стимулы в области зрительного поля, обслуживаемого поврежденной областью, хотя при концентрации внимания и отсутствии отвлекающих факторов объекты все же иногда замечаются.

Визуальное игнорирование чаще встречается при поражениях в правом полушарии, задевающем левое визуальное поле, чем в левом (это соответствует общей тенденции более сильной визуальной обработки в правом полушарии мозга).

Интересная взаимосвязь между способностью сознательно воображать зрительную сцену и повреждением теменных областей, обрабатывающих нормальное зрение, была обнаружена и описана Эдуардо Бизиахом и Клаудио Лузатти в 1978 г. Они просили пациента с повреждением правой теменной доли вообразить себя стоящим с одной стороны пьяццы (городская площадь в Италии, представляющая открытое пространство, окруженное различными зданиями), которая была знакома пациенту, и сообщить о том, что он видит с этого

угла зрения. Пациент описал все здания с правой стороны площади и немного посередине, но ни одного здания слева. Затем Бизиах и Лузатти попросили пациента представить себя стоящим на противоположной стороне, спиной к площади, и посмотреть назад в противоположном направлении. Пациент продолжил описывать все здания, которые не описал в первом случае, и которые теперь были в его воображении справа, но ни одного с левой стороны, которые он описал ранее.

Возможно, нет ничего удивительного в том, что способность сознательно вызывать образ знакомой области использует области мозга, которые участвовали в видении этих областей. Когда одна область мозга, которая представляет определенную часть поля, отсутствует, эта часть поля отсутствует в сознании человека, ее воображающего.





Глава 13

Как мозг обрабатывает мысли

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Структура неокортекса

» Сенсорные пути между неокортексом, таламусом и гиппокампом

» Специализация правого и левого полушарий мозга

» Теории, связанные с сознанием

Интеллектуальное адаптивное поведение млекопитающих связано с неокортексом, находящимся на вершине иерархии нейронной обработки и состоящим из крупных модулей, которые имеют подмодули, вплоть до нейронов и синапсов. Функционируя в иерархической системе, мозг также работает с высокой степенью параллелизма, когда многие функции осуществляются одновременно. Помимо всей этой параллельной активности, процесс сознания, который мы осознаем, основывается на обширной сети бессознательных процессов, которые мы в целом не осознаем.

В этой главе рассматриваются строение, функции и работа неокортекса, а также связь языка с сознанием. Эти функции высшего порядка непосредственно связаны с неокортексом.



Чтобы понять роль неокортекса, вы должны знать находящиеся под ним структуры мозга, с которыми он взаимодействует. Эти структуры, таламус и гиппокамп, являются продуктом эволюции. Существовавшие до людей животные, например хладнокровные

позвоночные, у которых не было большого неокортекса, достаточно хорошо выполняли бо́льшую часть поведенческих операций. Таким образом, вы можете рассматривать неокортекс как высокоуровневое дополнение к системе, которая уже может обрабатывать сенсорные стимулы и выполнять необходимые поведенческие задачи.

Одна из наиболее важных из стоящих перед нейронаукой проблем, касающаяся эволюции и роли неокортекса, — определить, являются ли такие сложные функции, как язык и сознание, возможными только благодаря превышению неокортексом определенного размера, или же его строение и организация каким-то образом уникальны.

Мозг: командование на разных уровнях

Царство животных можно разделить на группы млекопитающих и немлекопитающих, позвоночных и беспозвоночных (животных без спинного хребта). Вот краткий обзор этих разных категорий.

» **Беспозвоночные.** Эволюционно самыми старыми многоклеточными животными являются беспозвоночные, такие как моллюски, черви и насекомые. В эту группу входит подавляющее большинство всех видов животных. Нейроны беспозвоночных обладают некоторым сходством с нейронами позвоночных, но их нервная система сильно отличается от нервной системы последних и также варьируется внутри самой группы. Мало представителей беспозвоночных имеют большой мозг или проявляют сложное адаптивное поведение (по крайней мере, если сравнивать с млекопитающими), за исключением таких моллюсков, как осьминоги, которые продолжают удивлять исследователей своей способностью использовать различные трюки для того, чтобы добраться до крабов, помещенных в сложные боксы.

» **Немлекопитающие позвоночные.** Гораздо ближе к млекопитающим стоят немлекопитающие позвоночные, куда входят рептилии, например саламандры и аллигаторы; земноводные, например лягушки, рыбы, птицы и, вероятно, предки птиц — динозавры. Немлекопитающие позвоночные, как правило, имеют относительно централизованный мозг со многими структурами, сходными с теми, которые есть у млекопитающих, такими как мозговой ствол, мозжечок, нижнее и верхнее четверохолмие. Эти структуры полностью отличаются от их аналогов у беспозвоночных.

» **Млекопитающие.** Млекопитающие появились только в середине эры динозавров и оставались недоминирующими наземными животными вплоть до исчезновения динозавров, что произошло около 65 миллионов лет тому назад. В строении и организации нейронов млекопитающие более сходны между собой, чем одни немлекопитающие позвоночные с другими немлекопитающими позвоночными. Главное отличие мозга млекопитающих от мозга немлекопитающих позвоночных — это неокортекс. Клеточное и сетевое строение неокортекса на удивление одинаково как в пределах одного мозга (от моторной до сенсорной областей), так и в мозге разных млекопитающих. Если вы посмотрите на моторную кору мыши или слуховую кору кита, то увидите, что слои, типы клеток и нейронные сети очень похожи. Хотя эта единая неокортикальная сеть, возможно, и не является самой эффективной структурой нейронной обработки всех высших функций у млекопитающих, она представляет уникально сильную структуру, унифицирующую обработку различных типов восприятия и планирования, которая в конечном счете привела к возникновению человеческого сознания.

Все о неокортексе

Как отмечалось ранее, неокортекс — это то, чем мозг млекопитающих отличается от мозга немлекопитающих позвоночных. В мозге животных, появившихся до млекопитающих, находилось много очень высокоспециализированных областей с различными видами нейронов и нейронных сетей, выполняющих разные функции. У млекопитающих стандартная неокортикальная сеть построена вокруг колонок и мини-колонок, простирающихся от верха обрабатывающей структурной иерархии почти до всех функций центральной нервной системы. У приматов, особенно людей, это неокортикальное доминирование доведено до предела.

Четыре основных доли мозга и их функции

Первое, что каждый студент узнает о нейроанатомии млекопитающих, — это то, что мозг содержит четыре основные неокортикальные доли: лобную, теменную, затылочную и височную. На рис. 13.1 показана общая структура неокортекса, наблюдаемая слева (вернитесь к главе 2, где показано другое общее анатомическое деление мозга). Практически все, что вы можете увидеть с этой точки зрения, — неокортекс (за исключением небольшой части мозжечка, выступающей из-под затылочной доли).

Ниже приведен краткий обзор функций четырех долей.

- **Лобная.** Все млекопитающие имеют лобную долю, отвечающую за общее планирование и координацию, которая занимает большую часть антериальных областей и имеет двигательные выходы в большую часть постериальной области лобной доли в первичной моторной коре. Тот факт, что обонятельная система, которая считается самой старой неокортикальной системой млекопитающих, проецируется непосредственно в часть лобной доли, без передачи через таламус, позволил некоторым нейроученым предположить, что она является филогенетически старейшей частью неокортекса, из которой развивались другие его области.
- **Теменная.** Теменная доля содержит первичную и вторичную сенсорные области для соматосенсорики и вторичные сенсорные области зрительной и слуховой обработки, в частности процессов, связанных с пространственной локацией и навигацией.
- **Затылочная.** Затылочная доля содержит первичные и некоторые вторичные визуальные области. Это единственная доля мозга, предназначенная только для одного органа чувств.
- **Височная.** Височная доля содержит первичные слуховые и некоторые вторичные слуховые области в своей верхней части. Ее нижняя часть занимается визуальной обработкой, связанной с восприятием объектов. Средняя часть содержит ряд визуальных областей высшего порядка, таких как веретенообразная лицевая область, содержащая клетки, которые реагируют только на лица, и смешивается с другими структурами, связанными с гиппокампом.



ЗАПОМНИ!

Деление неокортекса на данные четыре доли является общим у всех млекопитающих, хотя внешний вид и относительный размер долей значительно варьируются у разных их видов. Например, некоторые мелкие млекопитающие, похоже, не нуждаются в большой неокортикальной области, которая бы просто покрывала остальную часть подкоркового мозга, поэтому их кора гладкая, без складок. Поскольку увеличение размера неокортекса — это, в первую очередь, увеличение площади покрытия, большой сложный мозг содержит неокортертекс, который должен быть "сложенным", чтобы поместиться в голове (представьте себе скомканный лист бумаги), таким образом, складки становятся *бороздами*, а области на поверхности становятся *извилинами*.

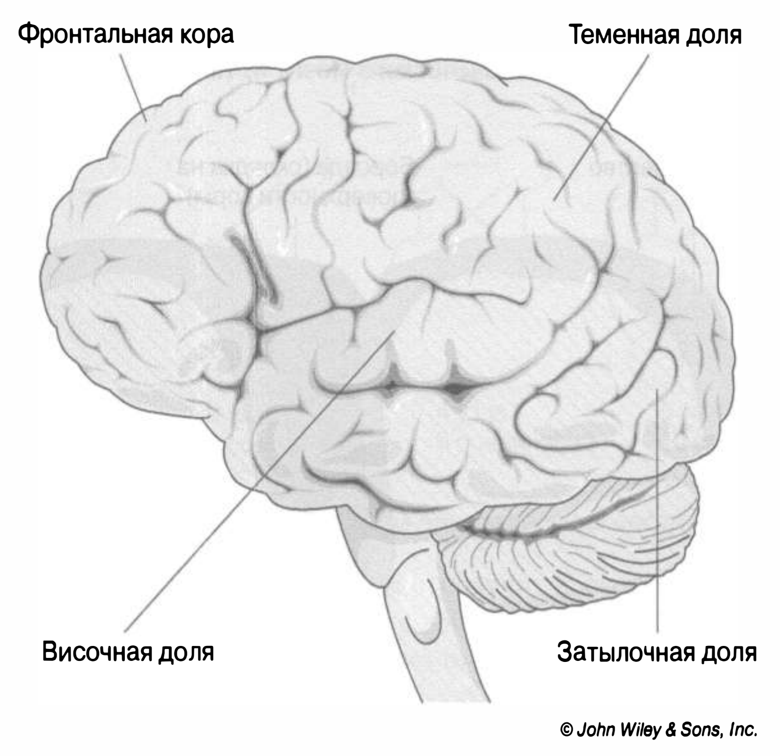


Рис. 13.1. Четыре основные доли мозга

Серое и белое вещество

Функциональная структура неокортекса представляет собой структуру сложенного листа. Внешний его слой толщиной от 3 до 4 мм образует так называемое *серое вещество*. Этот внешний слой содержит много тел нервных клеток, которые темнее, чем их аксоны, отсюда и серый цвет. Под серой материей находится так называемое *белое вещество*, которое почти исключительно состоит из миелинированных аксонов нейронов, идущих в неокортекс и из него к подкорковым структурам, а также из одной области неокортекса в другую.

На рис. 13.2 изображено белое и серое вещество мозга.

Универсальная взаимосвязь и взаимосвязь тесного мира

Толщина серого вещества неокортекса у всех животных, от мышей до слонов, составляет примерно 3-4 мм, но количество белого вещества зависит от размера мозга. Чем больше мозг, тем больше белого вещества. Кроме того, объем белого вещества в префронтальной коре у людей больше, чем у других приматов. Белое вещество в префронтальной коре — главное отличие человека, тогда как существенных различий в сером веществе не наблюдается. Это



может быть связано с тем, что иерархическая взаимосвязь играет ключевую роль в эволюции функций человеческого мозга и, таким образом, в обработке более высокого уровня.

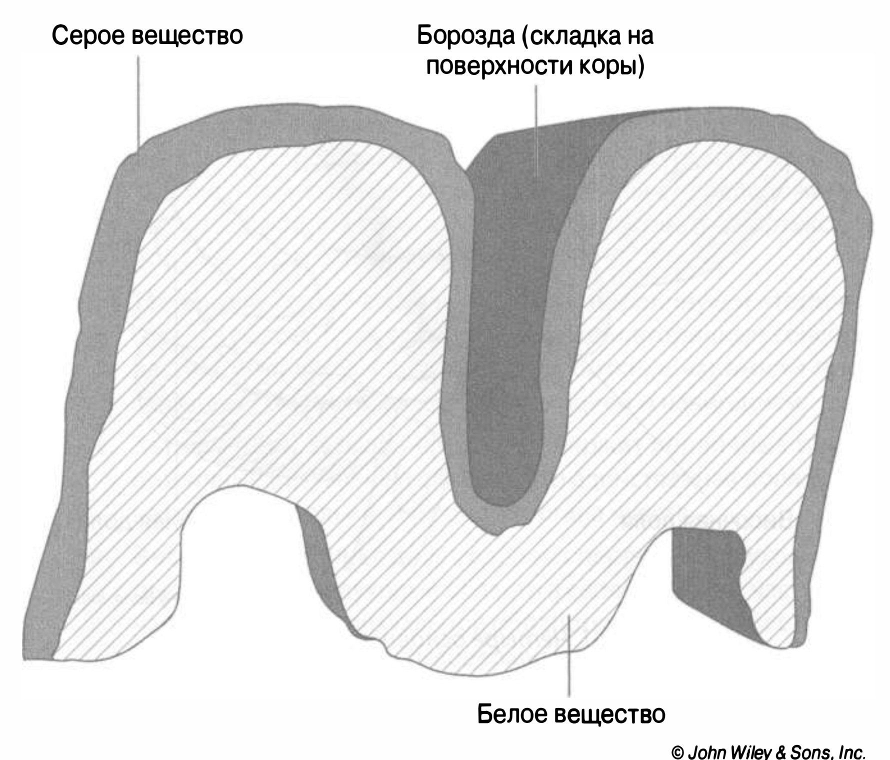


Рис. 13.2. Серое и белое вещество неокортекса

Представьте себе, что мозг построен таким образом, чтобы каждый нейрон был напрямую связан с любым другим нейроном (*универсальная взаимосвязь*). Как показано на рис. 13.3, достичь этого не слишком сложно, если вы обладаете небольшим количеством нейронов, но, если количество нейронов возрастает, число аксонов (связей) будет равняться *квадрату* от количества нейронов. Вот конкретный пример: представьте, что вы добавили еще один нейрон в свой мозг, который уже содержит примерно 100 миллиардов нейронов (или около того). Взаимодействия этого нового нейрона с каждым из уже имеющихся у вас нейронов, потребуют еще 100 миллиардов аксонов.

По этой причине мозг просто не может быть построен по принципу универсального соединения. Если бы это было так, то для каждого нейрона, связанного со всеми другими нейронами, количество аксонов, или связей, было бы функцией от числа нейронов. Вот уравнение, где *n* представляет количество нейронов:

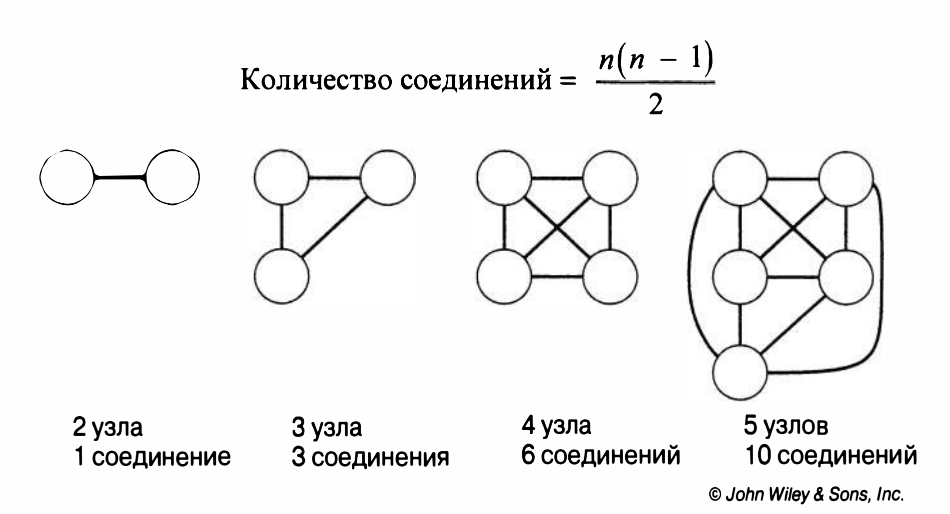


Рис. 13.3. Увеличение числа аксонов при увеличении числа нейронов

Результат? К тому моменту, когда мозг получит несколько миллионов нейронов, белое вещество станет размером с дом. Универсальная взаимосвязь мозга с 100 миллиардами нейронов потребует около 200 миллиардов ответвлений аксонов.

Тем не менее крайне желательно, чтобы активность в любом данном нейроне могла влиять на любой другой конкретный нейрон; в противном случае активность в изолированном нейроне сама по себе будет бессмысленна: *изолированный* означает *не очень полезный*.

Мозг решает эту проблему, используя схему так называемой взаимосвязи *тесного мира*. Любой конкретный нейрон связан с несколькими тысячами других нейронов (в среднем), а самые плотные связи — связи с соседними нейронами, поэтому аксоны имеют короткую длину.

Миниколонки и теория шести рукопожатий

Как упоминалось ранее, каждый нейрон связан только с несколькими тысячами других, и самые плотные связи — его связи с соседними нейронами. Эти близлежащие нейроны функционируют как круг друзей и обычно следуют теории шести рукопожатий, в которой говорится, что в среднем требуется не более шести шагов, чтобы связаться с любым человеком на земле.


СОВЕТ

Вот как работает этот принцип: кто-то из круга ваших друзей чуть больше связан с кем-то в сообществе, которое ближе находится к человеку, который чуть больше связан с кем-то, кто приближен… Ну, вы поняли принцип. Ключевой момент: через цепочку связей

> вы можете добраться до любого человека на Земле, даже канцлера Германии, если к этому стремитесь. Ваш неокортекс работает по такому же принципу.

Небольшие "сообщества" в коре называются *миниколонками*. Неокортикальные миниколонки составляют примерно 100 нейронов в вертикальном столбце, площадь поверхности которого равна примерно 40 квадратных микрометров. Во всем неокортексе существует около 100 миллионов миниколонок (общее количество нейронов мозга, включая мозжечок и подкорковые структуры, составляет 100 миллиардов).

Похоже, что активность в любой миниколонке может влиять на активность в любой другой миниколонке путем прохождения через шесть (или меньше) синапсов, шесть рукопожатий. Это позволяет вашему мозгу с 100 миллиардами нейронов значительно уменьшить количество аксонов, чтобы ваша голова была меньше Великой пирамиды Гизы.

Шестислойная структура коры

Отличительным признаком неокортекса является его шестислойная структура. На рис. 13.4 представлено изображение его шести уровней, а также некоторые входы и выходы. Обратите внимание на то, что в реальности клетки намного меньше и многочисленнее, чем на изображении. Показанные здесь клетки называются *пирамидными* из-за треугольной формы их тел (заметьте, что на этом рисунке не представлены многие другие локальные интернейроны, являющиеся в основном ингибиторами и участвующие в локальных цепях, и, конечно, глиальные клетки).

Работа пирамидных клеток

Пирамидные клетки получают входы и посылают выходы как внутри локальной миниколонки, так и за ее пределами. Обычно они имеют четко горизонтальное дендритное ответвление ниже тела клетки плюс один дендрит, который поднимается из верхней части тела клетки и простирается до более высокого уровня, прежде чем разветвляться, в основном горизонтально.

Шесть неокортикальных слоев, пронумерованных от I до VI в порядке отдаления от поверхности коры, образуют серое вещество коры. Под серым веществом находится белое вещество, которое почти не содержит клеточных тел, но состоит из аксонов нейронов, идущих вверх в области коры и вниз к другим подкорковым структурам. Ниже белого вещества находятся подкорковые структуры.

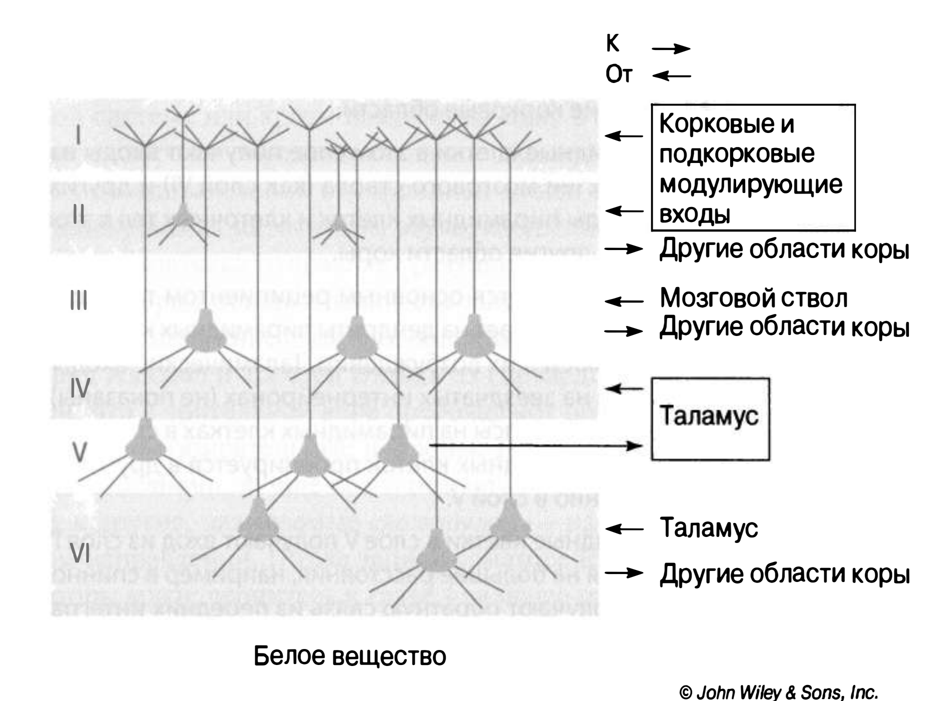


Рис. 13.4. Шесть слоев неокортекса
(Примечание: *клетки интернейронов не показаны)*



ЗАПОМНИ!

Эта базовая шестислойная структура неокортекса, с теми же типами клеток, их расположениями и взаимосвязями, одинакова повсюду, от моторной коры мыши до соматосенсорной коры слона — факт, который большинство нейропсихологов находят удивительным. В этих шести слоях расположены пирамидные клетки, которые делают основные крупные проекции на большие расстояния в коре, плюс многочисленные *интернейроны* (нейроны, участвующие только в локальных сетях), которые образуют то, что было названо *канонической сетью*, возможно, повторяющейся во всем неокортексе.

Вот общая схема слоев.

» **Слой I.** Слой I, прилегающий к поверхности коры, как правило, получает модулирующие входы, которые формируют реакцию на основные входы в слое IV. Эти модулирующие входы поступают из диффузных проецирующих нейромедиаторных систем (таких как системы биогенных аминовых нейромедиаторов в мозговом стволе: допамин, норадреналин, гистамин и серотонин), а также из других корковых областей.

» **Слой II.** Этот слой состоит из широко разветвленных небольших пирамидных клеток, которые получают входы из слоя VI и проецируются в ближайшие корковые области.

» **Слой III.** Пирамидные клетки в этом слое получают входы из модулирующих областей мозгового ствола (как слой VI) и других областей коры. Выходы пирамидных клеток и клеточных тел в этом слое проецируются в другие области коры.

» **Слой IV.** Слой IV является основным реципиентом таламического входа. Этот вход поступает на дендриты пирамидных клеток в слое V и очень эффективен в их возбуждении. Таламические входы также делают синапсы на звездчатых интернейронах (не показаны), которые затем делают синапсы на пирамидных клетках в слое V и других слоях. Слой IV пирамидных клеток проецируется в другие локальные слои, особенно в слой V.

» **Слой V.** Пирамидные клетки в слое V получают вход из слоя IV и делают соединения на большие расстояния, например в спинном мозге. Они также получают обратную связь из передних интегральных областей таламуса, таких как *нижняя подушка таламуса,* которые участвуют в контроле за вниманием.

» **Слой VI.** Пирамидные клетки слоя VI также получают некоторые входы из таламуса и проецируются в другие корковые слои. Основной выход слой VI делает в таламус.

Детали соединений входов-выходов не совсем одинаковы во всех областях неокортекса, тем не менее общая схема на удивление устойчива.

Каноническая сеть

Учитывая "стандартную" структуру входящих и выходящих связей неокортекса, нейроученые Кевин Мартин и Родни Дуглас указали на *каноническую* неокортикальную сеть, включающую в основном вертикальные связи между пирамидными нейронами и локальными интернейронами в любой небольшой области неокортекса.


ЗАПОМНИ!

Идея состоит в том, что эта базовая сеть выполняет один и тот же вид нейронной обработки, независимо от того, какие входы она получает и какие выходы как результат этой обработки посылает. Таким образом, то, что делает моторную кору моторной корой и сенсорную кору сенсорной, — это откуда приходят входы и куда отправляются выходы, *а не какие-то свойства данного участка самой коры*.

Например, когда входы выстраиваются в линию, каноническая неокортикальная сеть быстро обнаруживает, является этот вход видимым краем в зрительной системе или краем нажатия на кожу в соматосенсорной системе. Эта сеть также хорошо определяет плавное движение, независимо от того, является оно последовательной стимуляцией вашей сетчатки или вашей кожи, или даже движущимся источником звука, входящим в оба ваших уха. Локальная область неокортекса отправляет результаты этой обработки в более высокие области, которые обнаруживают совпадение нескольких краев, например "L" или "T", или движение сложных объектов, таких как балетный танцор.

Дэвид Хьюбел и Торстен Визель из Гарвардской медицинской школы установили, что в зрительной коре преобладают ориентационно-избирательные и направленно-избирательные нейроны. Другими словами, одни клетки, называемые *простыми*, лучше всего реагируют на границы определенной ориентации, а другие, называемые *сложными*, — на движение стимулов в определенном направлении. Позже записи соматосенсорной коры (куда проецируют рецепторы кожи; вернитесь к главе 4 за более подробной информацией) также обнаружили много клеток, которые лучше всего реагируют на края давления на кожу конкретной ориентации, в то время как другие клетки лучше реагируют на движение в определенном направлении по коже. Записи моторной коры обнаружили клетки, которые эффективнее реагируют на движение конечности в определенном направлении.

Да здравствует неокортекс!

Похоже, неокортекс появился в результате одного из самых важных скачков эволюции у млекопитающих, потому что сделал их хорошо адаптируемыми к изменяющимся условиям, и они стали доминировать над немлекопитающими наземными животными.

Например, одно из очевидных преимуществ общего представительства в функциях мозга состоит в том, что занятое одной функцией количество неокортекса можно легко переключить на другую функцию с помощью конкуренции.

Например, предположим, что какое-то изначально зрячее млекопитающее из-за изменения окружающей среды, чтобы выжить, стало больше полагаться на слуховые сигналы. Зрительные и слуховые таламические входы в кору, где они находятся рядом друг с другом, реально конкурируют за корковые синапсы на основе таламической активности, внимания и других факторов. Этот механизм конкуренции позволяет изначально зрячему млекопитающему в течение одной жизни переключить некоторую часть неокортикальной обработки с визуальной на слуховую.

Контроль за содержанием мысли: сенсорные пути и иерархии

Мысль, или содержание сознания, возникает из прошлых и действующих перцепций. Прошлые стимулы оставляют свой след в памяти не только как объекты и события, вызывающие воспоминания, но и как пути, через которые в мозге обрабатываются действующие стимулы. Воспринимаемые чувствами стимулы трансформируются в универсальную нейронную валюту — потенциалы действия, которые бомбардируют таламус. Таламические ядра передают получаемые нейронные паттерны в разные области коры, специальные для каждого органа чувств. Каждая передающая таламическая клетка подобна дирижеру оркестра, который состоит из сотен кортикальных нейронов, передающих эстафету паттернов через спайки клеток. Кортикальные нейроны второго порядка слушают и реагируют на части множественных оркестров, производящих на лету собственные импровизированные композиции. И так это продолжается в миллиардах клеток мозга.


ЗАПОМНИ!

Вспоминая, вы восстанавливаете в памяти не только сами предметы, но их цвет, форму, места, где вы были, когда встретили их, и что эти предметы для вас значили. Нейронная репрезентация всех этих аспектов встроена в многочисленные участки мозга. Чтобы вспомнить связанные с этими предметами аспекты, необходимо, чтобы не только они сами, но и связи между ними были сохранены. Эти связи подобны линиям внутри созвездий, определяющим конкретную форму, которую данная группа звезд должна напоминать. Первоначально эта связь бывает представлена в рабочей памяти латеральной префронтальной коры, но преобразуется в воспоминание путем взаимодействия между сенсорными областями коры и гиппокампом.

В этом разделе обсуждается организация сенсорных обрабатывающих иерархий, которые находятся во всех четырех долях мозга, и их взаимодействие с гиппокампом для формирования воспоминаний. Неокортикальные области обрабатывают различные аспекты каждого органа чувств и для этого взаимодействуют друг с другом и с филогенетически более старыми подкорковыми структурами, чтобы создавать богатые и нюансированные представления о мире и нас самих в нем — то, что мы ассоциируем с разумом и сознанием.

Сенсорная передача из таламуса в кору

Нейроученые считают, что таламус, который когда-то был ядром сенсорной обработки, интеграции и контроля за вниманием, начал отправлять проекции в неокортекс для дополнительной вычислительной обработки.

Теменная, височная и затылочные доли (обсуждались в разделе "Четыре основных доли мозга и их функции") получают сенсорную информацию из ядер в таламусе. Эти неокортикальные области выполняют огромные нейронные вычисления, результаты которых проецируются в другие кортикальные области и обратно в таламус и подкорковые структуры, связанные с памятью, моторным контролем, координацией и выбором цели.


СОВЕТ

Представьте себе это как компьютерную программу, которая, когда необходим конкретный детальный расчет, запускает подпрограмму. Главный режим программы отправляет данные в подпрограмму, подпрограмма выполняет определенные детализированные вычисления и выдает ответы, затем контроль переходит к главному режиму программы, которая модифицирует свою работу в свете этих ответов.

Проекции из таламуса в каждую первичную сенсорную кору

В ходе типичной сенсорной обработки область таламуса, специальная для каждого органа чувств, например слуха, зрения или осязания, проецируется в область коры, называемую *первичной корой,* для этого органа чувств. Первичная зрительная кора называется областью V1 и расположена на краю затылочной доли в самой постериальной области мозга (см. главу 5). Аналогично A1, первичная слуховая кора, находится в середине верхней височной доли (подробнее об этом читайте в главе 6). Изолированно расположено обоняние, в котором обонятельная луковица проецирует непосредственно в лобную долю, которая затем проецируется в таламус (объяснено в главе 7).

Проекции обратно в таламус и другие области коры

Каждая из первичных таламокортикальных систем обычно делает большие проекции из первичной кортикальной области назад в те части таламуса, которые проецируются в первичную кору. Но первичные корковые области проецируются также во вторичную, третичную и высшую области самой коры. Каждая из этих областей проецируется назад в область, которая также проецируется в нее.

Нейроны в "высших" областях этих потоков обычно гораздо более избирательны в стимулах, на которые реагируют, чем нейроны в "нижних" областях. Например, в первичной зрительной коре клетки избирательно ориентированы

и избирательно направлены, но в нижней височной коре находятся зрительные нейроны, которые реагируют только на лица, руки и другие очень сложные паттерны.

На рис. 13.5 приведен пример отдельной обработки, которая возникает при чтении фразы "использовали топор". Скажем, вы читаете слово "топор". Первоначально в визуальной коре нейроны распознают линии (штрихи), идущие в разных направлениях (вертикально, горизонтально, с наклонами влево или вправо). В нижней височной коре определяются комбинации штрихов (выделенных на рис. 13.5), которые составляют буквы. Словарные детекторы на следующем уровне возвращаются назад и активируют соответствующие буквы, давая им преимущество перед другими комбинациями букв.

Хотя общий план — это иерархия, где клетки нижнего уровня, находящиеся ближе к таламусу, обнаруживают простые черты, а клетки более высокого уровня несколькими синапсами далее — более сложные черты, соединения образуются двумя путями. Почему? Потому что нейроны создают шум, и сам вход может быть частично засорен. Например, часть активации

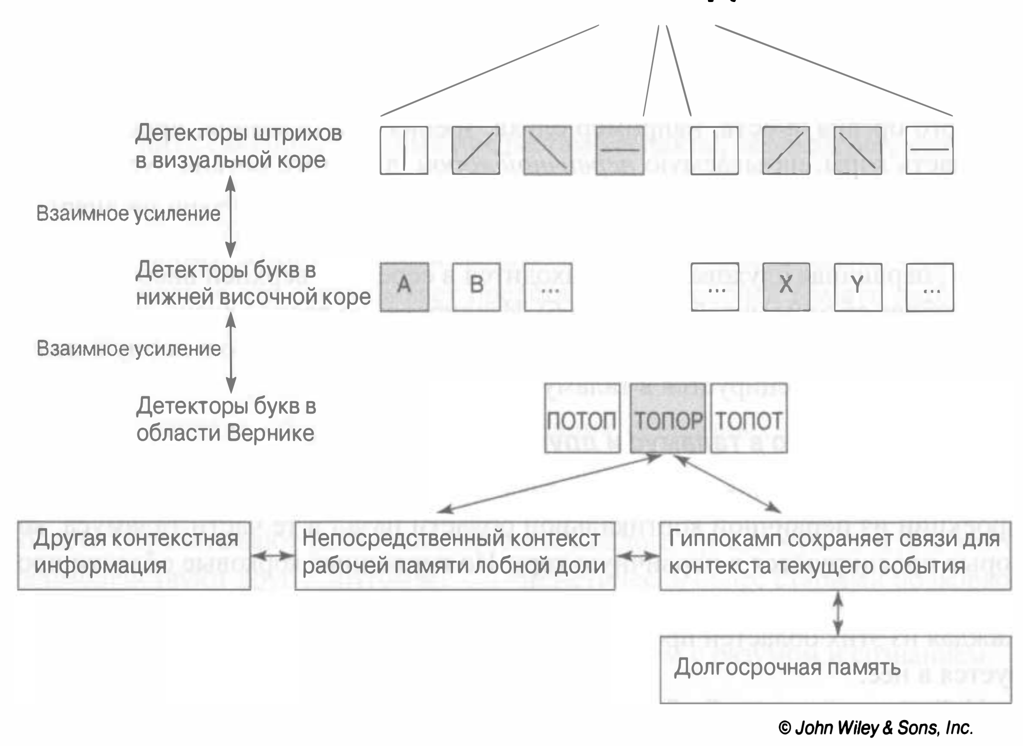


Рис. 13.5. Двусторонняя обработка, происходящая во время чтения



детектора "Р" возвращается назад и активирует детекторы нижнего уровня, определяющие штрихи, которые составляют части буквы "Р".

Эта деятельность упреждения и обратной связи происходит между областями, расположенными непосредственно друг над другом в иерархии. Но есть также подключение к рабочей памяти в лобной доле, которая содержит сведения о том, какую задачу вы выполняете (чтение) и каков контекст (рассказ о лесе). Связь с гиппокампом формирует объединение того, что вы читаете, с другим контекстом так, что вы можете вспомнить отрывок, прочитанный сегодня, и связанные с ним подробности.

Таламическая интеграция и функция ворот

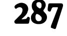
Один из способов представить себе таламус — вообразить его центром машинного колеса, из которого спицы выходят в разные области коры и возвращаются назад. Кроме проекций в неокортекс и из него, таламус имеет межъядерные области, похожие на ретикулярные области мозгового ствола, позволяющие подкорковым входам модулировать передачу информации из различных таламических ядер в кору. Например, если при чтении книги (когда вы концентрируетесь на визуальном входе, связанном с чтением), вы услышите, что в вашем доме разбилось окно, фокус вашего внимания довольно быстро переключится на слуховую область.

В дополнение к этим ретикулярным областям в таламусе находится центральное ядро обработки, называемое *нижней подушкой таламуса*. Исследования томографии головного мозга показали, что нижняя подушка таламуса активируется при выполнении почти всех задач, связанных с переключением внимания.

Вопрос, задаваемый многими студентами, впервые узнавшими о корковых иерархиях, звучит так: где все это заканчивается? Часть ответа на этот вопрос — "это" нигде не заканчивается; неокортекс представляет собой распределенную сеть, производящую как последовательную, так и параллельную обработку. Но это только часть истории. Иерархии сенсорной обработки, связанные с использованием сенсорного входа для руководства действиями, как правило, проецируют в области лобной доли, контролирующие моторное поведение, а иерархии сенсорной обработки, участвующие в идентификации и различении объектов, как правило, проецируются в такие структуры памяти, как гиппокамп.

Гиппокамп: специализация на памяти

Вспомните что-нибудь, что вы делали недавно, например, как возвращались в машине домой прошлым вечером. Вы можете вспомнить последовательность событий от момента, когда сели в машину, до прибытия домой, а также многие



зрительные образы, звуки и, возможно, даже запахи, с которыми столкнулись во время поездки. Если вас попросят, возможно, вы нарисуете картину каких-то мест, которые проезжали, или опишете звуки, которые слышали, например пение птиц, шум проезжающих машин, пролетающих самолетов или других встретившихся вам объектов.


ЗАПОМНИ!

Чтобы вызвать воспоминание, указанное в предыдущем абзаце, вы должны сформировать некоторое умственное представление о том, с чем вы столкнулись, и о цепочке событий во время поездки домой прошлым вечером, отличающейся от любой другой вечерней поездки. Этот вид памяти называется *эпизодической памятью*, которая содержит не только контент (запомнившиеся события), но и контекст (конкретные обстоятельства одной конкретной последовательности событий).

Одним из наиболее фундаментальных вопросов, поставленных нейронаукой XX века, был вопрос о том, как люди запоминают. Теперь, в начале XXI века, у нейроученых есть неплохое представление об общей структуре ответа. Запоминание включает в себя активацию многих структур мозга (зрительной, слуховой и соматосенсорной коры), которые обрабатывают *начальный* сенсорный вход, организованный или активированный гиппокампом, и представленный сигналами нейронов рабочей памяти в латеральную префронтальную кору.

Гиппокамп примыкает к медиальной стенке височной доли и к внешней нижней части таламуса. Он *не является* частью неокортекса; филогенетически это более старая структура, которая входила в первоначальную лимбическую систему. Тем не менее гиппокамп получает входы и проецируется назад практически во весь неокортекс, особенно в "высшие" области, часто называемые общим термином *ассоциативная кора.*

Эти входы и выходы частично обрабатываются и перенастраиваются несколькими структурами на их пути в гиппокамп и из него (эти структуры включают в себя субикулум, парагиппокампальную извилину и энторинальную кору, но вам не нужно знать о них в ходе данного обсуждения).

Подробное описание роли гиппокампа в формировании памяти содержится в главе 15.

Разделяй и властвуй: язык, зрение и полушария мозга

Левая и правая части мозга почти одинаковы в своей макро- и микроструктуре. Левая часть мозга обычно получает входы из правой части тела

и контролирует ее, а правая часть мозга взаимодействует с левой стороной. За этой основной схемой перекрестной иннервации обеих сторон, по-видимому, стоят разные стили обработки, что особенно очевидно при решении некоторых когнитивных задач высокого уровня. Они включают левостороннюю специализацию для грамматических аспектов языка и правостороннюю специализацию для целостных аспектов визуально-пространственной обработки.


ЗАПОМНИ!

То, что правая часть мозга имеет дело с левой стороной тела и стимулами, приходящими с левой стороны, в то время как левая часть мозга имеет дело с правой стороной тела и стимулами, идущими справа, является одним из важнейших принципов общей организации головного мозга. Одним из следствий этого принципа является то, что обе стороны мозга должны быть функционально эквивалентными зеркальными образами друг друга, как и стороны нашего тела. Тем не менее это не так в случае некоторых высших когнитивных функций, например языка.

Системы мозга, специализирующиеся на языке


ЗАПОМНИ!

Язык — это не просто более сложный тип общения, чем тот, которым пользуются животные, производя вербальные сигналы. Хотя животные четко общаются с помощью вербальных высказываний, эта коммуникация еще не является языком, потому что ей не хватает структурированной грамматики.

С помощью грамматических правил, использующих существительные, глаголы и прилагательные, можно строить фразы и передавать практически бесконечное количество сообщений, сравнительно с количеством отдельных слов в словаре. И если даже такие приматы, как шимпанзе, например, могут запомнить сотни отдельных словесных символов и составлять отдельные пары символов, их высказывания, как правило, случайны в отношении соблюдения порядка слов; таким образом, они не подчинены грамматике. Животные могут выразить только то, что можно обозначить выученным ими словом или в лучшем случае парой новых слов.

Практически у всех правшей и около половины левшей язык гораздо больше зависит от структур левого, чем правого, полушария (гомологичные области в правом полушарии играют гораздо более слабую роль в тех же функциях). Исследователи не понимают причины этого, но предполагают, что для скорости нейронной обработки, требуемой для производства и декодирования языка, необходимо, чтобы она выполнялась локально, с короткими путями аксонов и, следовательно, только в одном полушарии мозга.

Неясно, является ли простым совпадением тот факт, что левая часть мозга выполняет бо́льшую часть языковой обработки, а также контролирует доминирующую правую часть тела у правшей. Если это не простое совпадение, возможно, существует связь между обработкой последовательности звуков речи и выполнением последовательности скоординированных движений. Некоторые также предположили, что разделение специализаций левого и правого полушарий обычно проходит по линии раздела между детализированными линейными структурами и структурами общей картины. Хотя популярная психология в 1980-х годах внесла настоящую путаницу в этот вопрос, результаты многих исследований показали, что существуют различия в *стилистической* манере обработки двумя полушариями: левая половина мозга, как правило, последовательна и основывается на правилах, тогда как правая половина мозга сопоставляет паттерны.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Люди уникальны не только в использовании языка, но и в асимметрии, — ведь более трех четвертей человечества составляют правши. Например, шимпанзе также демонстрируют предпочтение руки, но, по-видимому, это случайное (50/50) разделение.

Две области мозга, играющие особо важную роль в обработке и производстве языка, — это область Вернике и область Брока. Повреждение этих областей может привести к специфическим речевым дисфункциям, о которых говорится в следующих разделах.

Область Вернике

Область Вернике, расположенная на стыке височной и теменной долей, необходима как для понимания смысла языковых высказываний, так и для производства высказываний, имеющих смысл. Повреждение области Вернике у пациентов приводит к трудностям с пониманием речи. В зависимости от точного местоположения и размера повреждения потеря функции может варьироваться от полной неспособности понимать язык до потери только способности использовать и понимать конкретные части речи, в частности существительные, или даже определенные виды существительных, например названия овощей.

Когда пациенты с афазией Вернике (*афазия* означает некоторое ухудшение речи) разговаривают, их речь кажется свободной, но фактически высказывания состоят из случайных слов (в медицине это называется "словесным салатом"). Если бы вы услышали, как пациент с афазией Вернике говорит на незнакомом вам языке, вы никогда не подумали бы, что с ним что-то не так.



Специализация левой половины мозга на языке в областях Вернике и Брока поставила нейроученых перед вопросом: что делают гомологичные им области в правом полушарии мозга. Одно интересное медицинское открытие показало, что повреждение области, гомологичной области Вернике, в правой части мозга, как правило, вызывает дисфункцию в понимании просодии, или интонации голоса. Такие пациенты не способны почувствовать разницу в выражениях типа “Ну, разумеется”, высказанных в прямом и саркастическом смысле. Также они, как правило, не понимают шуток.

Область Брока

Область Брока расположена в лобной доле, рядом с первичными моторными зонами, контролирующими язык, губы и другие органы речевого аппарата, она играет решающую роль в производстве свободной и сложной речи. Также эта область необходима для понимания некоторых сложных фраз.

У пациентов с афазиями Брока речь сводится к коротким высказываниям, обычно состоящим из двух или трех слов, или даже к одним глаголам. Первый пациент, описанный доктором Брока, мог произнести одно только слово: “загар”.

Когда-то считалось, что, поскольку область Брока находится в лобной доле, ее повреждение чревато только моторным нарушением при производстве речи, тогда как понимание должно оставаться в норме. Тем не менее, кроме проблем с формированием законченных предложений, пациенты с афазией Брока испытывают трудности с пониманием сложных грамматических конструкций, таких как сложноподчиненное предложение.

Видеть целое и части: асимметрия визуальной обработки

Способности к разным пространственным манипуляциям в большей степени зависят от правого, чем от левого, полушария. Например, визуальное гемиигнорирование (“незамечание” объектов в одном визуальном гемиполе) гораздо чаще встречается после повреждения теменной доли справа, чем слева. Правая веретенообразная лицевая область (антериальная и медиальная часть потока обработки визуальной идентификации в нижней височной коре) важнее для распознавания лиц, чем соответствующая ей область слева.

Стилистическая гипотеза — “детали или общая картина” — о разнице между левым и правым полушарием утверждает, что левая сторона обрабатывает детали, а правая сторона — общую структуру. Вот личный пример. Много лет я отпускал усы, а затем их сбрил. Несколько недель после этого меня не узнавали те, кто знал меня раньше, а многие озадаченно смотрели и говорили: “Вы

выглядите как-то по-другому — похудели или у вас новая стрижка?” Поскольку признание моей идентичности было функцией правого полушария мозга, оно принимало в расчет общую форму (все знали, что это я) и игнорировало детали (разница была в отсутствии усов).

Детали, конечно, важны во многих видах визуального анализа, но их использование, как правило, требует внимания. Обычный наблюдатель может сказать, что считает это здание привлекательным, но архитектор прокомментирует, что окна в нем выполнены в таком-то стиле, крыша — в духе такой-то школы и т. д.

Где находится сознание

Один из главных вопросов философии, психологии и нейронауки состоит в том, насколько неразрывно связаны сознание и язык. Хотя я касался обсуждения этого вопроса в других местах этой книги, данные левого (правого) полушарий мозга дают еще одну подсказку в его решении.



Язык выделяет людей из всех остальных животных. Язык — это больше, чем общение; это система символов, зависящая от основанной на правилах грамматики. Специализированные области мозга, находящиеся в левом полушарии у большинства людей, опосредуют понимание и производство речи. Повреждение этих областей может привести к специфическим дисфункциям языка (см. выше раздел “Системы мозга, специализирующиеся на языке”), а также к снижению способности пациента проявлять сознание.

Язык и повреждения в левом или правом полушарии

Человеческий мозг примерно в два раза больше, чем мозг шимпанзе, это означает, что каждое его полушарие по размеру примерно равно мозгу шимпанзе. Люди, у которых бóльшая часть их левого полушария повреждена с детства, в целом оказываются глубоко заторможенными, неспособными общаться и адекватно реагировать на сенсорные стимулы, за исключением основных — притяжения и избегания.

Аналогичным образом, когда Роджер Сперри и Майкл Газзанига (и их коллеги) стимулировали правое полушарие пациентов с разделенным мозгом, у которых не было мозолистого тела для передачи информации в левое, языковое, полушарие, выяснялось, что языковые способности правого полушария были немногим лучше, чем у шимпанзе.

С другой стороны, пациенты с обширным повреждением правого полушария мозга или пациенты с разделенным мозгом, которым представляли стимулы для левого полушария, проявили себя вполне нормальными в когнитивной функции, но плохо выполняли задачи, связанные с визуальной обработкой (естественно, повреждение правой части мозга ведет к параличу слева, а повреждение левой части мозга вызывает паралич справа).

Другими словами, если повреждено только левое полушарие мозга, вы человек, который просто не слишком хорошо решает пространственные задачи. Если вы имеете дело с человеком, у которого изолирована правая часть мозга, нарушение является глубоким.

ИСКУССТВЕННОЕ ПОДРАЖАНИЕ ИНТЕЛЛЕКТУ: ЧЕМУ ИМЕННО ПОДРАЖАТЬ?

Снятся ли андроидам электроовцы? Почему у нас нет роботов, которые убирают наши дома, управляют автомобилями или переводят с английского на испанский? Проблема искусственного интеллекта состоит в том, что она объединяет идеи из самых разных областей, разные задачи и методы в противоречивую путаницу.

Если под понятием *искусственного интеллекта* подразумевать способность машины делать то, что, по мнению людей, требует интеллекта, тогда машины явно демонстрируют интеллект. Например, человеку потребовалось совсем немного времени, чтобы запрограммировать первые компьютеры на идеальную игру в крестики-нолики. Тогда многие говорили: "Ладно, компьютеры могут играть в очень простую, основанную на правилах игру крестики-нолики, но они никогда не смогут играть в сложную игру, подобную шашкам". Несколько лет спустя были созданы запрограммированные идеальные игроки в шашки, и люди сказали: "Ну, ладно, шашки, но шахматы — никогда". Затем появился Deep Blue. Специалисты в данной области называют это феноменом *движущейся цели*.

Еще один интересный случай — языковой перевод. В статьях 1950-х гг. утверждалось, что появление компьютерных языковых переводчиков уже не за горами. Тем не менее всем известны истории про перевод компьютером технических руководств, где вместо фразы наподобие: "Крылья были снабжены гидравлическими цилиндрами" стояло: "На крылья были погружены мокрые бараны". В чем сложность? В том, что хороший языковой перевод невозможен, если переводчик ничего не знает о реальном мире. Поскольку компьютеры, запрограммированные только для перевода, не имеют таких знаний, они должны полагаться на правила, которые иногда работают, а иногда терпят неудачу самым глупым образом.

Методология также представляет собой проблему. Играющий в шахматы компьютер IBM, называемый Deep Blue, не играет в шахматы, как человек. У него нет нейронов или хотя бы имитации нейронов. Мы не знаем, какие аспекты человеческого интеллекта являются следствием нейронного программного обеспечения, потому что не можем имитировать мозг с его 100 миллиардами нейронов. Если компьютер что-то делает, используя тот же набор правил, что и человеческий мозг с его 100 миллиардами нейронов, правомерен вопрос: является ли компьютер имитацией человека? Имитирует ли автомобиль идущего человека?

Что такое "интерпретатор левого полушария"


ЗАПОМНИ!

Газзанига, наряду с другими учеными, выдвинул теорию, которую иногда называют *интерпретатором левого полушария*. Согласно этой идее люди уникальны в том, что в их левой, последовательной и основанной на правилах части мозга есть система, которая постоянно пытается понять мир при помощи языка. Этот интерпретатор левого полушария постоянно создает вербальный рассказ о реальности, который включает в себя важные события и самого человека с его поступками в этих событиях.

Согласно теории интерпретатора левого полушария бóльшая часть человеческого сознания связана с рассказом, созданным интерпретатором. Без интерпретатора осознание может существовать, но похоже на осознание животных, т.е. является скорее семантическим, чем эпизодическим. Это значит, что все животные запоминают вещи по ассоциации с тем, что какие-то из них хорошие, а какие-то нет, но у них нет памяти для конкретных случаев, в которых встречаются хорошие или плохие вещи, и это осознание хорошего или плохого не имеет никакого контекста. Единственное, что они осознают — это результат (вознаграждение или наказание), который заставляет их более или менее стремиться к чему-то или чего-то избегать (человека или событие), что как-то связано с результатом.


ЗАПОМНИ!

Теория интерпретатора левого полушария не отказывает полностью в сознании правому полушарию, но утверждает, что только левая сторона поддерживает сознание (а не просто осознание) и память о контексте. Эта идея предполагает, что сознание является не просто "запоминанием настоящего", а "настоящим, запоминаемым в словах".



Глава 14

Руководящий мозг

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Как развивался неокортекс

» Рабочая память: ее функции и ограничения

» Роль префронтальной коры в принятии решений

» Мониторинг прогресса: передняя поясная кора

» Сложные действия, не требующие сознательного осознания

Главное отличие мозга млекопитающих от мозга немлекопитающих позвоночных состоит в размере неокортекса. Все млекопитающие обладают большим неокортексом, а многие немлекопитающие позвоночные, например ящерицы и черепахи, почти его не имеют. Из всех млекопитающих приматы обладают самым большим неокортексом относительно массы их тела, а люди — самым большим неокортексом, сравнительно с остальными приматами. Самое большое увеличение коры у людей произошло в лобных долях.

Благодаря большим лобным долям мы, люди, можем строить планы, зависящие от сложных аспектов данной ситуации и требующие длительных сроков исполнения. Например, если человек хочет передвинуть камень на земле, он может сделать это с помощью своей левой или правой ноги, левой или правой руки, с помощью палки в руке или попросив стоящего рядом человека. Он может решить сделать это сейчас, через десять минут, утром, когда обычно бывает прохладнее, или когда мимо будет проходить большая группа людей, которые смогут помочь, даже если ждать помощи придется несколько дней. Эти высшие, абстрактного уровня целевые устремления представлены

в префронтальной коре, находящейся в самой антериальной части лобных долей, и трансформируются в конкретные последовательности мышечных сокращений в выходе лобной доли — первичной моторной коре, которой мы обладаем наравне с остальными млекопитающими.

В этой главе я объясняю, как развивался неокортекс. Основное внимание уделяется обработке в двух основных префронтальных областях — латеральной префронтальной коре и орбитофронтальной коре. Я также описываю поясную кору, не относящуюся к неокортикальной области, которая взаимодействует с неокортексом и играет решающую роль в осознании нами того, что и как мы делаем.

Мозг, который у вас есть сегодня: неокортекс против мозга рептилии

Хладнокровные позвоночные, такие как ящерицы, птицы и, возможно, даже динозавры, эволюционно предшествовавшие млекопитающим, имели только рудименты неокортекса. Поведение этих животных контролировалось базальными ганглиями (средний уровень "триединого мозга", как мы объясняли в главе 12). Добавление неокортекса к основной системе базальных ганглиев у млекопитающих сделало возможным более сложные и обучаемые модели поведения.

В ходе эволюционного развития млекопитающих неокортекс значительно увеличился. Многие нейроученые полагают, что развитие неокортекса началось с расширения возможности обонятельной обработки в той части мозга, которая станет лобной долей. Считается, что специализация обонятельной обработки у ранних млекопитающих произошла благодаря тому, что они были малого роста, а если вы очень маленькое существо и находитесь в высокой траве, то зрение вам менее нужно, чем обоняние. Затем развивались другие кортикальные доли (теменная, височная и затылочная), используя то же шестислойное строение, которое было столь эффективным в лобной доле (в главе 13 приведена более подробная информация о шестислойной структуре). Нейроученые не могут сказать, почему эта шестислойная неокортикальная нейронная сеть была настолько эффективна, что стала формировать основную мозговую массу, также не ясно, как шесть слоев неокортекса возникли в самом начале.

Наиболее популярная, хотя и не доказанная идея, объясняющая доминирование неокортекса, состоит в том, что наличие похожей нейронной сети, которая представлена во всех органах чувств и в управлении движением, позволяет более эффективно интегрировать активность во всем мозге. Кроме того, типы

вычислений, выполняемые неокортексом, хорошо работают в разных органах чувств. Например, визуальная, слуховая и соматосенсорная кора — все имеют неокортикальные клетки, чувствительные к движению в разных направлениях. В ходе эволюции конкуренция за неокортикальные синапсы происходила не только в пределах каждой сенсорной системы, но и между сенсорными системами. Тот способ, которым неокортекс сделал возможным сложную обработку во всех органах чувств и управлении движением, многие нейроученые считают самым важным вопросом в этой области.

Мой неокортекс больше твоего

На рис. 14.1 показан вид сбоку общей структуры мозга лягушки, кошки, макаки-резуса и шимпанзе сравнительно с аналогичным видом сбоку человеческого мозга (обратите внимание: размеры не указаны).

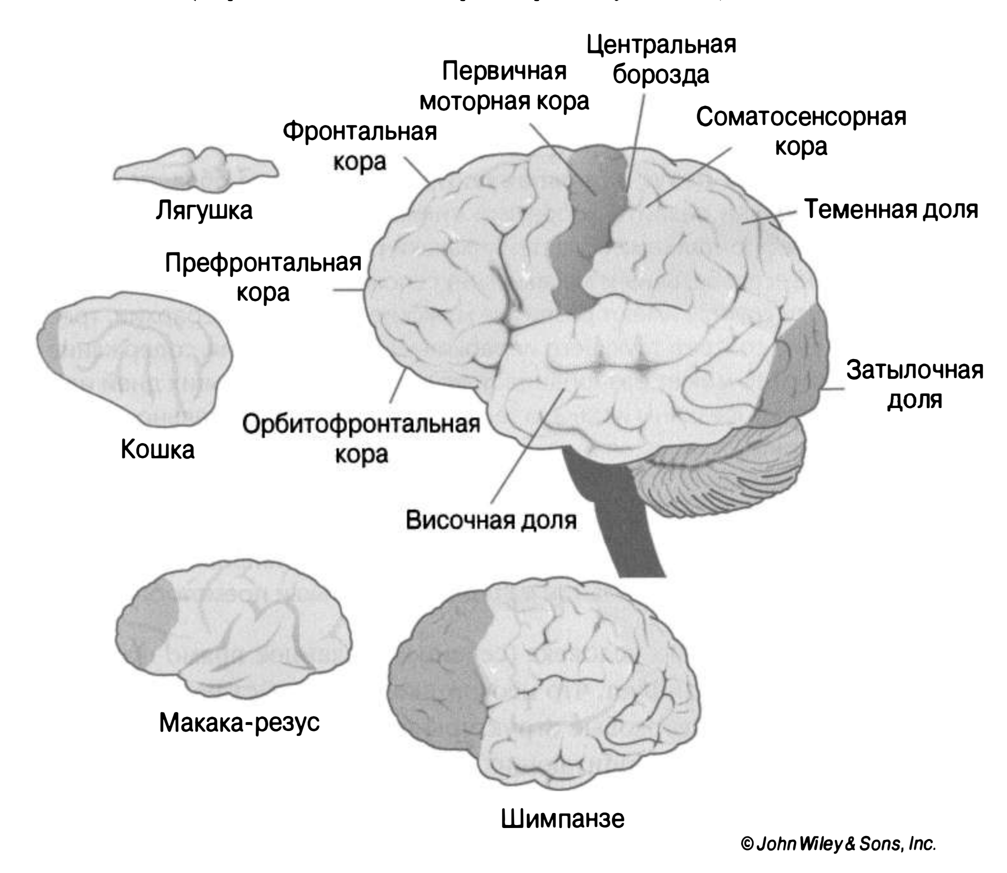


Рис. 14.1. Сравнительные размеры неокортекса

Вот краткое изложение ключевой информации о размерах неокортекса у разных видов.

- **Лягушка.** У лягушки и других хладнокровных позвоночных головной мозг представляется лишь небольшим расширением спинного мозга с несколькими шишками для дополнительной обработки, например оптическим тектумом для зрения. У лягушек есть область мозга, называемая *мозжечком*, расположенная антериально по отношению к оптическому тектуму, но этот мозжечок не является настоящим неокортексом. Поведение лягушки почти полностью управляется стимулами. Она питается, щелкая языком и захватывая летающих жуков, но умрет от голода в окружении тех же самых жуков, если они будут мертвы или неподвижны.
- **Кошка.** У кошки неокортексом покрыты практически все подкорковые структуры мозга, которые вы можете видеть в мозгу лягушки. Тем не менее небольшая часть неокортекса кошки является префронтальной. Кошки являются довольно умными млекопитающими, но явно не пользуются инструментами, а набор их коммуникаций ограничен шипением, мяуканьем и мурлыканьем.
- **Макака-резус и шимпанзе.** Префронтальные области у макак и обезьян развиты (обратите внимание на размер изображенных префронтальных областей у макаки-резуса и шимпанзе). Многие (но не все) обезьяны и макаки живут сложными социальными группами. Эти группы имеют развитые мужские и женские иерархии, требующие соответствующего иерархического поведения, содержание которого может разворачиваться в течение нескольких дней или недель. Обезьяны и макаки также демонстрируют отдельное рудиментарное использование инструментов и разнообразие вокализации и мимики.
- **Человек.** У *homo sapiens* почти половину всей коры составляет лобная доля и почти половину ее — префронтальная кора (области перед дополнительной моторной областью и премоторной корой).

Сагиттальный срез мозга человека (сечение, сделанное прямо посередине от лба к затылку) иллюстрирует, что неокортекс доминирует над подкорковыми структурами. Эти подкорковые структуры по своей анатомии и функциям похожи на подобные у немлекопитающих позвоночных, например ящериц, являющихся предками млекопитающих.

Произошедшая в мозге млекопитающих эволюция, главным образом, заключалась в добавлении неокортекса к существующим у предыдущих видов структурам. Это похоже на добавление многочисленных микрокомпьютеров и датчиков в двигатель современного автомобиля. Основные цилиндры, поршни

и свечи зажигания остаются на месте, но находятся уже под более точным контролем.

На рис. 14.2 также показаны передняя и задняя поясная кора. Обратите внимание на то, что эти области не являются частью неокортекса, они представляют собой мезокортекс. Передняя поясная кора является важной структурой мониторинга в головном мозге. Более подробная информация представлена в разделе “Мы уже у цели? Передняя поясная кора”.

Отношение между размером префронтальной коры и способностью добиваться целей

Увеличение префронтальной коры значительно усилило гибкость, с которой такие животные, как приматы, добиваются своих целей. Животные с меньшей, чем у людей, префронтальной корой и люди с повреждениями префронтальной коры демонстрируют поведение, более управляемое стимулами.

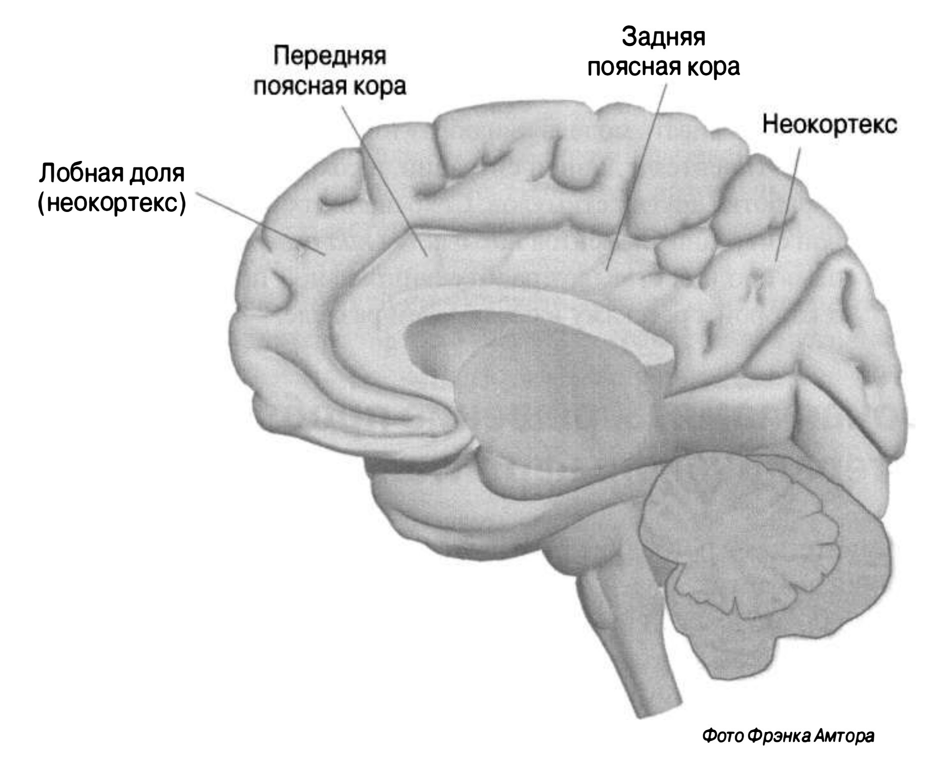


Рис. 14.2. Неокортекс, развившийся над более ранними структурами

Люди с повреждениями префронтальной коры могут проявлять, например, так называемое *утилизационное поведение*, когда реакция на присутствующий объект заключается в его использовании, даже если такое поведение

не является уместным. Увидев лежащие на столе молоток и гвозди, пациент с повреждением лобной доли может попытаться забить гвоздь в соседнюю стену. То, что он не учитывает социальный контекст для такого действия, аналогично реакции животных на такие сигналы, как пища или присутствие потенциального партнера.

"Добавочный" неокортекс в префронтальных долях у таких высших млекопитающих, как приматы, позволяет им ставить цели, которые лучше учитывают существующий контекст. Такие действия, как забивание гвоздей в стену, могут быть уместными в определенных обстоятельствах, но все же не во всех. Сообщества и общественные ситуации создают сложные контексты, в которых небольшая ситуативная разница влечет за собой огромную разницу в поведении, считающиеся подобающим и не подобающим, например, подобает ли вам хотя бы слегка засмеяться, услышав "бородатый" анекдот, если его рассказал ваш босс.



Чтобы реагировать на сложные и тонкие аспекты данных обстоятельств, этот контекст должен быть каким-то образом представлен в лобных долях мозга. Это означает, что мозг должен формировать и поддерживать модель или образ того, что происходит в мире, который относится к данной ситуации, и сохранять этот образ даже при обработке других стимулов. Сохранение образа относящихся к данной ситуации элементов называется *кратковременной*, или *рабочей*, памятью и составляет работу латеральной префронтальной коры, о которой я расскажу в следующем разделе.

Рабочая память, решение проблем и латеральная префронтальная кора

Вспомните, как в последний раз участвовали в выборе ресторана для ужина в компании знакомых людей. Вероятно, это происходило примерно так: ваш друг А сказал, что любит китайский и итальянский рестораны. Приятель Б напомнил всем, что он вегетарианец. Знакомый В выразил предпочтение стейку и итальянскому ресторану, но в итальянском он был вчера. А для Г кухня была неважна, но он не хотел бы слишком долго ждать столика в очень популярном и переполненном ресторане.

Решение такого рода общей проблемы требует кратковременной, или рабочей, памяти. Этот вид памяти сохраняет в сознании ряд относящихся фактов или элементов в течение времени, необходимого, чтобы решить определенную проблему. Она называется *кратковременной*, или *рабочей*, памятью, потому



что ее содержимое может не сохраниться после решения конкретной проблемы. Наоборот, когда проблема решена, память "освобождается", чтобы участвовать в решении новой проблемы.

В следующих разделах объясняется, как функционирует рабочая память и в чем ее ограниченность.

Процессы мозга, управляющие рабочей памятью

Нейроны латеральной префронтальной коры позволяют разным областям мозга создавать между собой временную активную связь, кодирующую или реагирующую на элементы, которые нужно запомнить, чтобы сигналящие под влиянием стимула нейроны продолжали посылать сигналы в его отсутствие.

Идея состоит в том, что любая мысль существует как результат активации уникального набора нейронов в разных областях неокортекса. В префронтальную кору поступают проекции практически из всего неокортекса. Даже если эти проекции из других областей случайны, какой-то малочисленный набор нейронов в префронтальной коре будет специально активирован конкретно этой комбинацией входов. На рис. 14.3 крайне схематично показано, как это делается. (Префронтальная кора представлена заштрихованной областью.)

Отношения между префронтальными нейронами рабочей памяти и остальным неокортексом являются обоюдными. Например, визуальный стимул активирует зрительную кору. Некоторые области зрительной коры проецируют в префронтальную кору и активируют там нейроны рабочей памяти. Префронтальные области рабочей памяти проецируются обратно в зрительную кору и активируют нейроны зрительной коры так, что сохраняется аналогичная визуальному стимулу репрезентация, которая управляется префронтальной корой, а не глазом. Таким образом, активность префронтальных нейронов может поддерживать активность других корковых областей, которые являются ее входами.

Поддерживаемая префронтальными нейронами нейронная активность создает состояние мозга, подобное вызванному самим начальным стимулом, за исключением того, что эта активация может некоторое время поддерживаться и после исчезновения стимула. Это означает, что цели можно добиваться, даже если ее нельзя постоянно видеть (или чувствовать ее запах!).

Лаборатория профессора кафедры психиатрии и био-бихевиористики Калифорнийского университета Хоакина Фустера провела эксперимент по мониторингу сигналов нейронов латеральной префронтальной коры у обезьяны, когда та выполняла задачу с использованием памяти. В ходе этой задачи обезьяна получала стимул, побуждающий ее нажимать на рычаг, чтобы получить награду, но нажатия ей приходилось ждать, пока не будет дан сигнал к началу. В ожидании сигнала к началу она должна была помнить стимул, чтобы



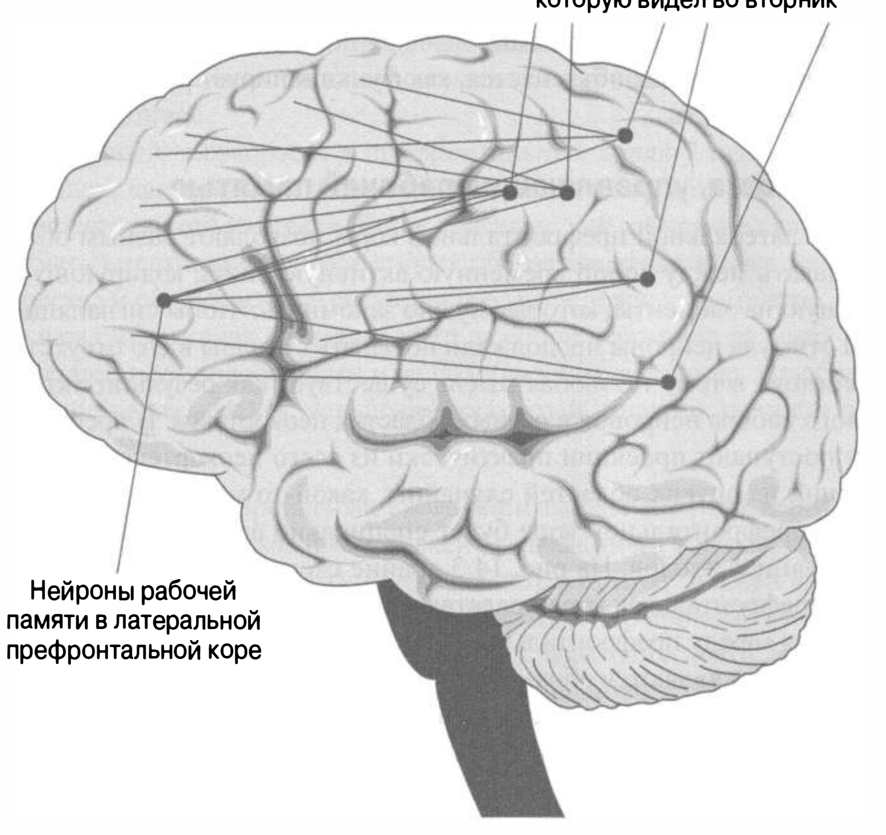


Рис. 14.3. Нейроны рабочей памяти в латеральной префронтальной коре

надавить на нужный рычаг. На рис. 14.4 показаны результаты эксперимента: нейрон, запись которого велась в префронтальной коре, начинал подавать сигналы, как только был дан короткий стимул, и продолжал подавать сигналы в течение интервала ожидания после отключения стимула, независимо от продолжительности ожидания. Когда, наконец, был получен сигнал к началу, и обезьяна нажимала на рычаг, нейрон прекращал посылать сигналы. Таким образом, префронтальные нейроны начинают посылать сигналы после стимуляции и продолжают это делать, чтобы сохранить память, после исчезновения стимула, а затем прекращают посылать сигналы, когда память больше не нужна.

Вернемся к нашему примеру о составлении планов на ужин. Нейроны начинают посылать сигналы сразу, как только ваши друзья А, Б, В и Г начнут объяснять свои предпочтения, продолжают посылать их во время обсуждения и прекращают после того, как все вы направитесь в Applebee's. Латеральная

префронтальная кора содержит миллионы нейронов, кодирующих кратковременную память таким образом.

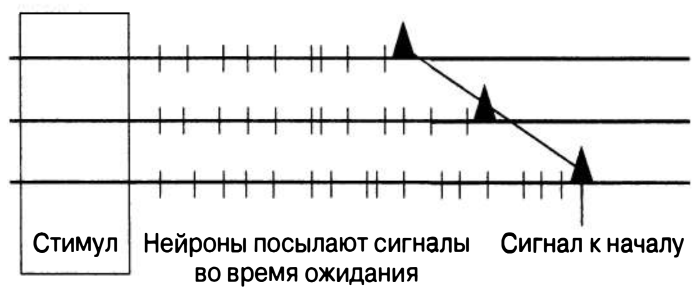


Рис. 14.4. Нейроны рабочей памяти посылают сигналы в отрезок времени, когда надо помнить стимул, а потом замолкают

Ограничения рабочей памяти

Помимо того что рабочая память имеет ограничения в продолжительности, она ограничена и по вместимости. Держать в руках много предметов одновременно можно, только жонглируя ими. В среднем человек способен хранить в рабочей памяти лишь семь элементов.

Нейронное обоснование лимита памяти семью элементами было загадкой для нейроученых по многим причинам. В следующих разделах мы более подробно рассмотрим два аспекта этой загадки.



Причина, по которой ученые узнали, что человеческий мозг может хранить в рабочей памяти семь элементов информации, связана с причиной, по которой внутренние телефонные номера в США семизначные. Именно такое количество цифр было выявлено в результате известных экспериментов психолога Джорджа Миллера, которого спонсировала телефонная компания, чтобы определить, сколько знаков обычный человек может запомнить, посмотрев на них в справочнике или услышав от оператора. Найденный Миллером ответ был — в среднем семь.

Хотя размер мозга у людей гораздо больше, чем у многих других животных, семизначный объем кратковременной памяти человека, по-видимому, не многим отличается от объема памяти других животных, например ворон!

Были проведены многочисленные тесты на выявление способности животных запоминать определенное количество объектов. Многие из них могут запомнить четыре-пять предметов, а некоторые, например шимпанзе и даже вороны, по-видимому, способны сосчитать и запомнить даже шесть предметов.

Кажется странным, что люди имеют дело только с семью элементами, учитывая, что человеческий мозг больше мозга вороны на миллиарды нейронов.

Довольно сложно определить, что представляет собой элемент памяти. Например, в стандартных тестах на запоминание испытуемые могут запомнить (в среднем) около семи случайных букв. С другой стороны, они могут запомнить и около семи случайных слов, каждое из которых, естественно, состоит из многих букв. Более того, если используются короткие предложения, субъекты могут запомнить около семи таких предложений!

Причина, по которой конкретно эта головоломка представляется столь важной, заключается в том, что ученые не имеют полного представления о том, как в деталях работает память, и большинство нейроученых чувствуют, что эти парадоксальные факты (что отдельные фрагменты памяти сами могут состоять из многих частей) открывают что-то важное о самом механизме.

Одна интересная идея, получившая развитие за последнее десятилетие и объясняющая ограничения памяти, была выдвинута Джоном Лисманом и его коллегами из университета Брандейса. Их гипотетическая схема содержит три основные мысли.

» Составляющие кратковременную память временные связи существуют в течение одного цикла колебаний мозга, называемого *гамма-ритмом*.
» Последовательность гамма-ритмов встраивается в другие, более медленные колебания, называемые *тета-ритмами*. Существует около семи гамма-ритмов внутри одного тета-ритма, и каждый гамма-ритм контролирует репрезентацию одного набора элементов, удерживаемого в кратковременной памяти.
» Гамма-циклы образуют то, что программисты называют *поинтером* (курсором), они могут вызвать любое воспоминание, обладающее достаточным количеством взаимно усиливающихся связей. Это означает, что количество запоминаемых элементов относительно независимо от сложности этих элементов, если элементы достаточно известны или достаточно хорошо изучены, чтобы восприниматься как единый фрагмент. Дискретная буква алфавита — это фрагмент, как и знакомое слово, тогда как строка бессмысленных букв не является фрагментом, потому что вы должны запомнить каждую букву отдельно.

В общем виде эта схема показана на рис. 14.5. Обратите внимание на то, что существующие гамма-ритмы (скажем, 42 колебания в секунду) замкнуты внутри главного тета-ритма (скажем, шесть колебаний в секунду), так что на каждый тета-цикл приходится ровно семь гамма-циклов. Каждый гамма-цикл активирует один нейрон или нейронную группу, следующий гамма-цикл

активирует следующую группу, пока цикл не будет завершен, и новый тета-пик перезапустит цикл. Каждая гамма-активированная нейронная группа выступает поинтером для самоусиливающегося кластера нейронов, который образует то, что нужно запомнить.

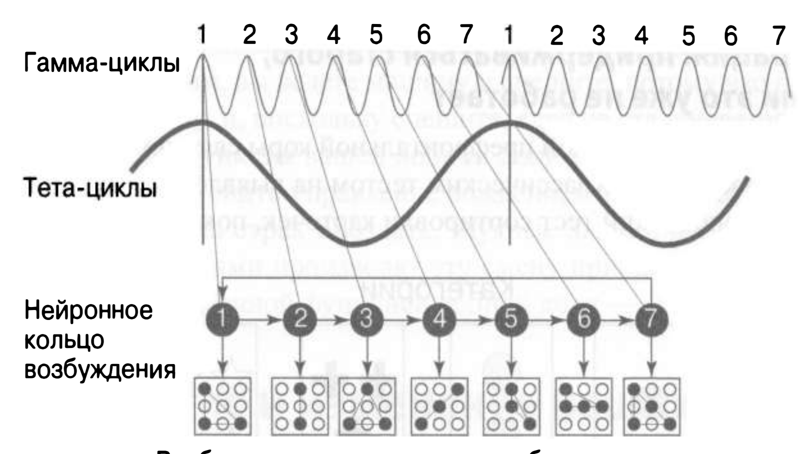


Рис. 14.5. Гамма-ритмы и лимит рабочей памяти из семи элементов

Главный тета-ритм является важным, поскольку запускает цикл, который возвращает один за другим семь элементов. До тех пор пока каждое из семи гамма-воспоминаний не разрушится полностью во время одного тета-колебания, их можно поддерживать неопределенное количество времени. Фактически, если этот процесс поддерживается в течение нескольких минут, активируется гиппокамп и инициируется процесс, с помощью которого память может в конечном итоге стать постоянной.



Интересным следствием этой идеи является то, что, хотя уровень абстрактности памяти в мозге человека может быть намного выше, чем у других животных, число “элементов”, которые можно запомнить, отличается не так сильно. Это является функцией некоторой крупномасштабной системы ритмов в мозге, которая по другим физическим причинам не сильно зависит от размера мозга. Что зависит от размера мозга, так это сложность элементов или фрагментов, которые могут существовать как самоусиливающиеся состояния мозга. Это согласуется с идеей о том, что увеличение неокортекса, в частности в лобной доле, приводит к добавлению более высоких и абстрактных уровней обработки в последовательности от низкоуровневых функций до высокоуровневых семантических описаний абстрактных понятий.

Это не означает, что потенциал человеческой кратковременной памяти из семи элементов не превышает его же у большинства млекопитающих. Превышает. Более того, уровень интеллекта у людей во многом связан с потенциалом рабочей памяти, и здесь разные люди демонстрируют разные вариации.

Персеверация: придерживаться старого, даже если это уже не работает

Повреждение латеральной префронтальной коры связано с явлением, называемым *персеверацией*. Классическим тестом на выявление такого нарушения является Висконсинский тест сортировки карточек, показанный на рис. 14.6.

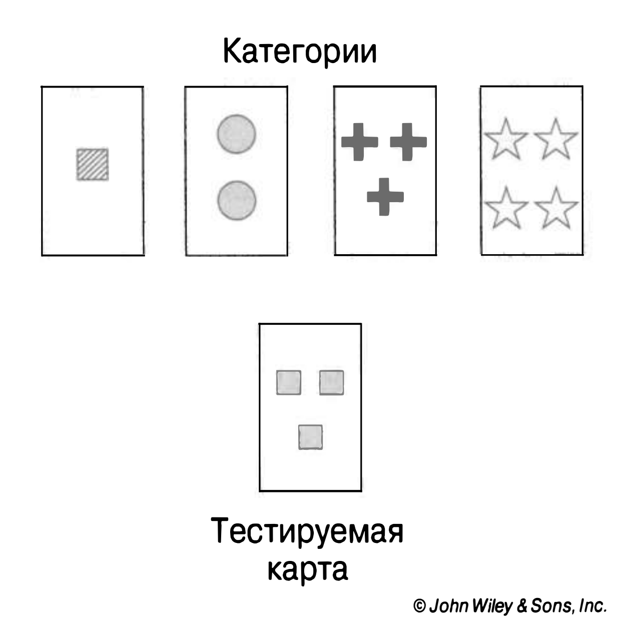


Рис. 14.6. Висконсинский тест сортировки карточек

В Висконсинском тесте сортировки карточек испытуемый должен сопоставить контрольную карточку по форме, количеству элементов на ней или по их цвету с другими, собранными в колоды. Пациенту дают карту и просят положить ее в одну из колод в соответствии с неким правилом, которого испытуемый не знает. Например, он должен оценивать карточку только по количеству изображенных на ней элементов, игнорируя их цвет, или по форме элементов, или по другому параметру. Задача испытуемого — догадаться о правиле; экспериментатор сообщает ему, правильна его догадка или нет. Пациенты с нарушениями в лобной доле, как и обычные тестируемые, легко обнаруживают правило после нескольких попыток. Проблема, однако, появляется тогда, когда после десяти правильных попыток сортировки тестовых карт экзаменатор



тайно меняет правило, требуя соответствия, например по цвету. Люди без нарушения в лобной доле после нескольких ошибок переходят к новому правилу, но пациенты с повреждениями в лобной доле испытывают большие трудности при переключении на новое правило и упрямо следуют старому.



Этот вид функции лобной доли необходим для мудрости и гибкости. Предположим, вы ведете машину и спешите, потому что опаздываете на встречу, и, поскольку спешите, едва не сталкиваетесь с другой машиной. Функция вашей лобной доли состоит в том, чтобы вмешаться и изменить управление вождением так, чтобы безопасность перевешивала страх опоздать. Мудрые люди с неповрежденными лобными долями производят эту смену приоритетов; подростки и люди с нарушенной функцией лобной доли — зачастую нет.

Формирование и изменение ваших мыслей: орбитофронтальная кора

Латеральная префронтальная кора позволяет вам при выборе учитывать контекст ситуации. Но выбор всей вашей жизни, например на ком жениться, не может быть сделан на основе одних только холодных логических доводов, пусть даже включающих адекватную оценку текущих обстоятельств. Вашим решением управляют другие вещи — выбор идеи, инстинкта или интуиции.

"Спинным мозгом чувствую": заученные эмоциональные реакции

Медиальная часть префронтальной коры, называемая *орбитофронтальной корой*, участвует в принятии решений, не являющихся результатом применения правил к фактам. Ее функция состоит в обработке жизненного опыта и информировании вас о том, является ли данная ситуация или рассматриваемый выбор уместными и безопасными.

Орбитофронтальная кора выполняет эту предостерегающую функцию частично через свою связь с миндалиной. Миндалина (см. рис. 2.4) представляет собой связанную с памятью структуру медиальной доли, находящуюся непосредственно антериально по отношению к гиппокампу (и напоминающую его). Миндалина специализируется на запоминании и воспроизведении воспоминаний о ситуациях с высоким эмоциональным содержанием. Например, предположим, что, как только вы научились управлять автомобилем, вы въехали на дороге в красный пикап с фургоном. Вероятно, еще долго после этого происшествия вы будете нервничать, встречая на дороге красный пикап с фургоном,



даже если не отчетливо видите фургон и не вспоминаете предыдущий инцидент.

Независимо от того, опасны ли действительно красные пикапы с фургонами, есть миллион бит воспоминаний из нашего жизненного опыта, подобных этому, дающих нам то, что люди называют *интуицией*. Есть хорошие и плохие вещи, связанные с интуицией. Интуиция хороша потому, что некоторые аспекты ситуаций могут вызывать полезные предупреждения, не заставляя вас сознательно вспоминать все обстоятельства. Это особенно полезно, когда предупреждение создается набором обстоятельств, трудно выражаемых словами или с помощью правил. Например, вы можете чувствовать, что собирается дождь, без какого-то точного представления об отметке барометра, ветре или скоплении туч, которые можно связать с предвестниками дождя.

С другой стороны, интуиция может вести к стереотипам и жесткости в поведении. Тогда вы можете использовать разум, чтобы преодолеть стереотипы или взять на себя разумные риски для совершения действий, даже если они влекут за собой ситуации, представляющие определенную опасность. Система "миндалина — орбитофронтальная кора" связывает память о предыдущем важном опыте и ваше сознание с помощью чувств. Эти чувства обозначают опыт отношений, но они могут поменять местами причину и следствие или стать результатом ложных корреляций.

Азарт в жизни: риски, нежелание рисковать и удовольствие

Люди со слабой функцией ортофронтальной коры или повреждением этой области склонны проявлять избыточную тягу к азартным играм. Хотя многие люди получают удовольствие, делая небольшие ставки на спортивных или конных бегах, в большинстве случаев они ограничивают свои ставки, особенно если теряют за короткий промежуток времени суммы больше отпущенных. В этом случае перспектива дальнейшего повышения ставок вызывает болезненное чувство беспокойства. Эти чувства ослаблены у людей с нарушением системы "миндалина — орбитофронтальная кора".

Точный тест, проверяющий функцию орбитофронтальной доли, можно провести, изучив поведение при псевдоазартной игре. В этом задании субъекту дают две колоды карт для игры с гипотетическими выигрышами (штрафами). В одной из колод как выигрыши, так и штрафы высоки, штрафы в среднем бывают чаще, чем вознаграждения. Вторая колода имеет более низкие выигрыши и штрафы, причем время от времени начисляется небольшой чистый выигрыш. Субъект может выбирать карты из любой колоды и получать выигрыш или штраф в соответствии с выбранной случайным образом картой. Люди с нормальной функцией орбитофронтальной доли со временем учатся избегать колоды с высокими выигрышами (и штрафами), даже если часто

не могут сформулировать причину этого. С другой стороны, пациенты с орбитофронтальными нарушениями не учатся избегать колоды с высокими выигрышами (штрафами). Наоборот, соблазн высоких случайных выигрышей берет верх над неуместным отсутствием страха перед штрафными картами, которые со временем обнуляют чистый выигрыш.

Ситуативное мышление: думать о социальных последствиях

Развитый социальный интеллект необходим для выживания в сложных обществах. Но этот тип интеллекта не основан на правилах; скорее, он является *ситуативным*, зависящим от прецедента и опыта. Орбитофронтальная кора сообщает нам, когда мы планируем социально неприемлемые действия, провоцируя *чувства* страха и смущения через активацию вегетативной нервной системы. Неудобство, заставляющее вас колебаться, прежде чем вы сообщите своему боссу, что он ошибается, появляется до сознательного осознания причины этого. Социальный интеллект не легко добывает данные с помощью правил и рассуждений, наоборот, он состоит из догадок о намерениях других людей и смутных воспоминаний об их предыдущем поведении. Но интеллектуальное социальное поведение крайне важно для сохранения вашей работы, друзей и даже вашего брака.


ЗАПОМНИ!

Многое указывает на то, что способ, которым орбитофронтальная кора и миндалина обрабатывают стимулы и сообщают о них, похож на стиль обработки правого полушария, ситуативного и нелингвистического. Интересно рассмотреть идею о том, что в этой системе, как и в правом полушарии в целом, содержится огромная память и мощный вычислитель сходств, к которым у вас нет прямого доступа через обычный способ мышления при помощи языка. Вместо этого данные области мозга, несмотря на их потенциально мощные возможности обработки, сообщаются посредством манипуляции чувствами. Внутри каждого из нас находится интуитивная (правая) сторона, противоположная основанной на правилах (левой) стороне, которая задает вопрос: “почему?”

Мы уже у цели? Передняя поясная кора

Все строят планы... пока их не настигнет удар.
Майк Тайсон

Мы выполняем множество хорошо отработанных действий, например катаемся на велосипеде, не осознавая отдельных движений, а только общий



прогресс. Хорошо отрепетированная последовательность движений является самоусиливающейся, поскольку каждый элемент в ней запускает последующий. Взаимодействия между дополнительной моторной областью, премоторной корой и мозжечком позволяют выполнять заученные автоматизированные последовательности движений с еще большей точностью и скоростью, чем при непосредственном сознательном контроле. Поскольку такие последовательности выполняются быстрее, чем при сознательном контроле, это осуществляется только при высоком уровне осознания их прогресса, без знания о подробностях движения.

Но реальный мир по своей сути непредсказуем. Все мы знаем, что даже наиболее тщательно выбранные цели с использованием хорошо продуманных планов не гарантируют успех. Тот факт, что обстоятельства могут измениться, означает, что как минимум мы должны быть готовы оценить свои успехи и, если необходимо, изменить свои планы или даже отказаться от них.

Область головного мозга, которая, похоже, сравнивает осуществление планов с реальностью, — это передняя поясная кора (ППК), см. рис. 14.2. Исследования томографии головного мозга показали, что данная область активируется во время выполнения сложных задач, особенно когда совершаются ошибки. Она также активируется болью и ожиданием боли. ППК является частью поясной коры, ее медиальной областью чуть выше мозолистого тела и ниже неокортекса. Она разделена на две части.

» **Передняя поясная кора.** Передняя поясная кора участвует в мониторинге прогресса при достижении целей, идентификации и исправлении ошибок и перераспределении ресурсов мозга в других областях для достижения целей.

» **Задняя поясная кора.** Функции и соединения задней поясной коры сходны с функциями передней поясной коры. По сравнению с ППК активность в задней поясной коре больше отражает социальный контекст и мониторинг эмоционального стимула, чем внутренние цели.

Поскольку функции поясной коры связаны с сознанием, прогресс в понимании ее активности особо связан с последними методами томографии, особенно фМРТ.

Ошибки и изменение тактики

Современные методы визуализации мозга, такие как фМРТ, позволяют исследователям отслеживать активность областей мозга в красочных 3-D проекциях (называемых *вокселями*) у людей, выполняющих сложные задачи. Когда эти задачи являются сложными (и особенно, когда совершаются ошибки),

активируется передняя поясная кора. Эта область мозга отслеживает прогресс в достижении целей и, если цели корректируются или изменяются, контролирует распределение ресурсов мозга, таких как рабочая память.

Скажем, вы едете по тихой проселочной дороге к ресторану и предвкушаете хороший обед. Вы думаете о выборе любимого варианта меню и подходящего к нему вина, и это занимает вашу кратковременную память. Бросив взгляд на приборную панель, вы замечаете, что горит лампочка, сигнализирующая о том, что у вас почти не осталось бензина. Тогда вступает в действие ваша передняя поясная кора, переключая содержимое вашей рабочей памяти с винтажных вин на топливные расчеты, исходя из скорости пробега машины и месторасположения бензоколонки.


ЗАПОМНИ!

Передняя поясная кора активируется, когда вы делаете что-то трудное или новое, когда вы совершаете ошибки или должны менять привычные модели поведения. Она находится в центре контрольной системы слежения, которая опосредует выбор цели и целевых стратегий и соответственно распределяет мозговую обработку. Особенно сильно она связана с латеральной префронтальной корой, позволяя ей контролировать содержимое рабочей памяти в соответствии с текущим прогрессом и требованиями задачи (см. раздел " Рабочая память, решение проблем и латеральная префронтальная кора" выше в этой главе).

Бездумные действия

Тот факт, что вы можете выполнять такие сложные последовательности движений, как удар по теннисному мячу, без сознательного осознания деталей движения, не означает, что вы не обрабатываете сенсорный вход. Только очень небольшой процент всей активности мозга достигает сознания. Вспомните, например, сложные действия, производимые вашей собакой без какого-либо осознания. Очевидно, что такие контролирующие структуры надзора, как передняя поясная кора, могут работать без участия сознания, хотя у людей активность передней поясной коры, как правило, сама участвует в процессе осознания прогресса текущей деятельности.

Примечательным примером того, как человеческий мозг может обрабатывать стимулы без их сознательного осознания, является феномен псевдослепоты. Люди с широкими повреждениями в первичной зрительной коре (область V1, см. главу 5) не реагируют на визуальные стимулы, которые проецируются в утраченную область. Когда таких людей спрашивают, что они видят, те утверждают, что ничего. Однако, когда исследователи просят их "догадаться", что и где там находится, эти пациенты угадывают это с более высокой

точностью, чем та, которую следовало бы ожидать в результате простой случайности. Это указывает на то, что, хотя пациенты не осознают стимул, какая-то обработка стимула все же происходит; в противном случае точность догадок была бы всего лишь случаем.

Научный спор ведется о том, где выполняется бессознательная остаточная обработка — в подкорковых зрительных структурах, таких как верхнее четверохолмие, или в сильно поврежденных областях с помощью оставшихся битов корковой ткани. Вне зависимости от механизмов бессознательной обработки это явление указывает на то, что обработка таких сенсорных стимулов, как визуальные входы, происходит без осознания увиденного.

Кто присматривает за памятью? Проблемы в передней поясной коре

У отдельных пациентов с депрессией наблюдается низкая активность в ППК. У некоторых из этих пациентов депрессивные симптомы снижаются путем электрической стимуляции ППК. Ряд исследований показал очевидность более низкой активности ППК при шизофрении и ОКР (обсессивно-компульсивном расстройстве). Как и в остальном мозге, существуют некоторые различия в функциях левой и правой части передней поясной коры. Например, повреждение правой области ППК вызывает тревожные расстройства.

При нормальном развитии у человека продолжается развитие лобных долей. Например, миелинизация аксонов не завершается в лобных долях до позднего подросткового возраста. Это типичное время для появления симптомов шизофрении или проявлений обсессивно-компульсивных расстройств. Подростковый возраст — это период развития, который, как известно, характеризуется высоким сырым интеллектом, но слабыми суждениями, типичными для неадекватной функции лобной доли. Одна из часто озвучиваемых целей образования — привить детям хорошие привычки и способность к рациональному мышлению, чтобы они прошли через подростковый возраст, не причинив вреда себе или другим людям.

Часть процесса созревания человека заключается в разрешении конфликтов между врожденным стремлением оспаривать авторитет и условности, и мудростью осознать, что по крайней мере некоторые из социальных условностей служат полезной цели. Как сказал Марк Твен, “Когда мне было четырнадцать, мой отец был так глуп, что я с трудом переносил его; но когда мне исполнился двадцать один год, я был изумлен, насколько старик поумнел за эти семь лет”.



Глава 15

Обучение и память

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- » Как обучение и память помогают организму адаптироваться к окружающей среде
- » Области мозга и процессы, влияющие на обучение и долговременную память
- » Амнезия и другие расстройства памяти (и обучения)
- » Как улучшить обучение

Обучение осуществляется в мозге прежде всего путем изменения силы (или *веса*) синапсов. Изменение силы синапсов изменяет действующую архитектуру мозга, чтобы улучшить будущие реакции организма на ситуации, сходные с той, которая запустила обучение.

Определенное обучение происходит и в ходе развития. Во время роста эмбриона и первых лет жизни человеческий мозг развивается за счет роста и изменения его организации в крупном масштабе. Начиная с раннего развития и на протяжении дальнейшей жизни активность нервной системы вызывает изменение веса синапсов, которые опосредуют изменения в поведении. Стимулы, поступающие как из внешней среды, так и внутренних источников, например обратная сенсорная связь, запускают эти изменения в активности.

Через активный процесс перестраивания люди и, возможно, некоторые животные могут использовать процессы обучения для хранения, поиска и визуализации абстрактных элементов памяти. У людей есть способность использовать память для реактивации нейронных процессов, происходящих в качестве реакции на более ранний начальный стимул. Этот поиск делает возможной абстрактную мысль, в которой можно манипулировать прошлыми событиями,

переживаниями и образами в рабочей памяти. В этой главе я рассмотрю механизмы, с помощью которых обучение и память работают в мозге, и наиболее важные структуры мозга, опосредующие эти процессы.

Обучение и память: еще один способ адаптироваться к окружающей среде

Обучение и память позволяют нервной системе адаптироваться к окружающей среде с целью оптимизации поведения. Если посмотреть на общую картину, можно выделить по крайней мере три вида адаптации к окружающей среде: эволюционная адаптация, адаптация развития и классическое обучение. В следующих двух разделах подробно рассматриваются последние два вида. Для получения подробной информации о том, как развивалась нервная система перейдите к главе 1 (или, если вы хотите узнать об этом коротко и ясно, см. врезку "Эволюционная адаптация").

ЭВОЛЮЦИОННАЯ АДАПТАЦИЯ

Нервная система человека развивалась из нервной системы других животных и более ранних организмов, у которых не было сложившейся нервной системы. Хотя мы представляем себе нервную систему как способность ощущать внутреннюю и внешнюю среду для поддержания гомеостаза, даже одноклеточные организмы обладают процессами обратной связи в виде биохимических путей, которые регулируют производство различных белков.

Когда организмы стали многоклеточными, клетки в разных частях организма сообщались между собой путем выделения определенных веществ в межклеточное пространство. Некоторые из этих веществ стали предшественниками гормонов и нейромедиаторов. Организмы, которые могли действовать согласованно с помощью химической коммуникации, например двигая жгутиками синхронно, оставили больше потомков, чем те, которые не могли.

Когда многоклеточные организмы стали крупнее и сложнее, нейроны взяли на себя большую часть работы по коммуникации между одной частью организма и другой (хотя, конечно, присутствовали и циркулирующие гормоны, действующие медленнее). Нейронные сети были выбраны эволюционными механизмами как быстрые способы оптимизации коммуникации и скоординированных действий в многоклеточных организмах. Короче говоря, случайные мутации в системах, которые давали организму преимущество в плане выживания, в итоге передавались от одного поколения к другому, пока эти черты не становились "набором" у данного вида.






Адаптация в ходе развития

Все многоклеточные животные проходят последовательность развития от одной оплодотворенной клетки (зиготы) до многоклеточных взрослых форм. Во время этого процесса нервная система, а также все органы и структуры тела растут и дифференцируются в различные типы клеток, образующих такие сложные структуры, как головной и спинной мозг. В более развитых многоклеточных формах жизни, например у позвоночных, процессы отбора в ходе развития нервной системы также влияют на ее окончательную структуру.



Представьте, что человеческий геном содержит около 20 000 *функционирующих генов* (считываемых для реального образования белков), однако нервная система содержит 100 миллиардов нейронов, каждый из которых содержит более 1000 синапсов. Нервная система человека слишком сложно устроена, чтобы определяться какой-либо "схемой" генома. Наоборот, нервная система развивается с использованием общих механизмов роста и миграции, сопровождаемых некоторым прунингом (сокращением числа синапсов) и стабилизацией. Прунинг и стабилизация зависят от активности внутри самой нервной системы.

После рождения изменения в размере и общей структуре нервной системы продолжаются до подросткового возраста. После подросткового возраста большинство изменений, по-видимому, происходят не в плане добавления клеток, а на уровне синапсов и в основном включают изменения в силе или весе синапсов.

По мере нашего старения нейроны неизбежно умирают из-за случайного повреждения, а также из-за любых, связанных со старением, болезней, например болезни Альцгеймера. Нервная система компенсирует большую часть этих повреждений, изменяя синапсы оставшихся нейронов на локальном уровне и изменяя стратегии решения проблем на более высоких уровнях, например используя накопленные знания (мудрость), а не быструю обработку.



До недавнего времени ученые считали, что во взрослом мозге не происходит добавления новых нейронов, но в последние десятилетия многочисленные открытия показали, что новые нейроны рождаются и во взрослом мозге, особенно в областях, связанных с обучением, например в гиппокампе.

Классическое обучение

Даже в относительно стабильном взрослом мозге обучение и память происходят в разных временн*ы*х масштабах и многочисленных нейронных цепях.

Кратковременная и долговременная память четко различаются эффективными временн*ы*ми охватами (десятки секунд или целая жизнь). Кратковременная память преобразуется в долговременную с помощью *повторения* (более подробно см. в разделе “Переход из кратковременной памяти в долговременную” ниже в этой главе).

Самой важной областью мозга, участвующей в закреплении обучения с помощью перехода из кратковременной в долговременную память, является гиппокамп, находящийся в медиальной височной доле. Специализированные нейромедиаторные рецепторы в гиппокампе и неокортексе, называемые *NMDA-рецепторами*, являются инструментами, опосредующими синаптические изменения, лежащие в основе обучения и памяти. Остальная часть этой главы посвящена областям и процессам мозга, связанным с обучением и памятью.

Больше и меньше сигналов: адаптация и фасилитация

На самом базовом уровне обучение — это процесс, с помощью которого опыт меняет реакции организма. Есть два низкоуровневых механизма, благодаря которым нейронные реакции изменяются: *адаптация* (или *привыкание* в случае повторяющихся стимулов) и *фасилитация* (сенситизация в случае повторяющихся стимулов).

- **Адаптация** — снижение отправки сигналов нейроном с течением времени, несмотря на постоянный вход или в случае привыкания к повторению стимулов. Адаптация происходит во всей нервной системе. Вы можете легко определить адаптацию в сенсорной системе, когда что-то, что вы слышите, видите или чувствуете, первоначально очень заметно, но со временем становится незаметным.
- **Фасилитация —** противоположность адаптации. Фасилитация происходит, когда реакция нейронов увеличивается со временем или после повторений. Фасилитация часто ассоциируется со стимулами, которые вредны (тогда ее обычно называют *сенситизацией*).

Адаптация и фасилитация происходят в простых нервных системах, например у таких беспозвоночных, как моллюски и насекомые.



Понимание таких примитивных механизмов, как адаптация и фасилитация, помогает исследователям понять нейрофизиологию более сложных динамических процессов, например обучения, которое

почти всегда происходит путем либо ослабления, либо усиления некоторых нейронных реакций в синапсе между нейронами. В следующих разделах рассматриваются подробности этого процесса.

Адаптация

Происходящая у всех многоклеточных организмов, включая беспозвоночных, адаптация является одной из наиболее фундаментальных, зависящих от опыта форм изменений. Часто она происходит в самих сенсорных рецепторах, но также может встречаться и на более высоком уровне. Этот процесс настолько фундаментален, что обычно мы даже не рассматриваем его в контексте "обучения".

Как только вы опустились на стул, сидя на котором сейчас читаете этот абзац, вы, несомненно, осознали тыльную часть своего бедра, прикасающуюся к сиденью, и спину, прикасающуюся к спинке стула. До тех пор, пока вы не заерзали, вы вряд ли дальше осознавали свой контакт со стулом.

Вы можете предположить, что отсутствие вашей осознанности заключается исключительно в том, что вы не обращаете внимания на свой контакт со стулом. Эта идея, как правило, связана с народной психологией, которая понимает осознание как нечто, находящееся в какой-то глубокой выемке мозга, и это осознание решило не обращать внимания на ваше сидение на стуле. Но в действительности сами механорецепторы в вашей коже (в главе 4 содержится более подробная информация о механорецепторах) не посылают уже так много сигналов, как это было, когда вы впервые сели на стул. По большей части причина, по которой вы уделяете меньше внимания вашему контакту со стулом, заключается в том, что меньше сигналов об этом факте достигают вашего мозга.

Привыкание похоже на адаптацию в том смысле, что нейронные реакции со временем снижаются, но в случае привыкания снижение, очевидно, связано с повторениями стимула. Привыкание обычно включает изменение в реакциях нейронов, вызванных рецептором, а не изменениями в самом рецепторе. Обычно это изменение опосредовано изменением силы синапса, так что та же активация рецептора после нескольких активаций вызывает более слабую реакцию в связанных с ним постсинаптических нейронах, чем до серии вызывающих привыкание синапсов.

Фасилитация

Противоположностью адаптации является *фасилитация*. Фасилитация происходит, когда повторная активация рецептора приводит к усилению активности. Фасилитация почти всегда происходит в нейронах, постсинаптических к рецептору.



Хотя опосредующая фасилитацию нейронная сеть может быть довольно сложной, основные переживания являются универсальными. Вот пример. Вам нравится стоять во дворе теплым летним вечером, замечая иногда легкое покалывание на своей коже. Внезапно одно покалывание становится достаточно сильным, чтобы вы поняли, что вас кусают москиты. С этого момента каждое покалывание, даже от порывов ветра, вызывает у вас движение руки, чтобы шлепнуть или почесать эту область. Это и есть фасилитация.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Термин *фасилитация* также используется в классической парадигме условного рефлекса, в которой, например, сочетание (и тем самым связывание) такого нейтрального стимула, как звон колокольчика, с вредным стимулом, таким как удар электрическим током, в конечном итоге вызывает реакцию избегания самого звука колокольчика. Еще одна известная составляющая условного рефлекса, *инструментальное обусловливание*, обычно включает сопряжение некоего поведения с вознаграждением, так что поведение или последовательность поведений заучивается и запускается в этом контексте.

Изучение привыкания и сенситизации у морских моллюсков

Привыкание и сенситизация широко изучались на синаптическом уровне Эриком Канделом и его коллегами из Колумбийского университета (за свою работу Кандел получил Нобелевскую премию). Кандел нашел простую систему, которую смог подробно изучить на синаптическом уровне. Это была *Aplysia*, или морской моллюск. Это животное демонстрирует привыкание к жаберному рефлексу отдергивания, если многократно, но мягко касаться жабр моллюска. Однако животное проявляет сенситизацию к жаберному касанию, если оно сочетается с шоком или другим вредным стимулом.

Кандел и его коллеги точно показали на синаптическом уровне, как нейронные сети у *Aplysia* опосредуют такое изменение силы синапсов. Механизмы, подобные обнаруженным Канделом у *Aplysia*, действуют и у позвоночных, они опосредуют синаптические изменения, лежащие в основе обучения и памяти.

ВЫНЕСЕНИЕ СУЖДЕНИЯ ОБ ИССЛЕДОВАНИИ ПО ЕГО НАЗВАНИЮ

Некоторые члены Конгресса США любят упоминать исследовательские проекты со смешными названиями в качестве примера выброшенных на ветер государственных денег. Несомненно, существуют финансируемые правительством исследования, на которые выбрасываются деньги. С другой стороны, судить об этом только по названию исследовательского проекта — не лучший способ решить, какие исследования заслуживают финансирования. Можно

только представить, как на начальных стадиях критиковалось исследование доктора Кандела о жаберном рефлексе отдергивания у *Aplysia* и называлось чем-то вроде "дурацкой затеи о подергиваниях морских моллюсков". Но данное исследование заложило базовый фундамент понимания синаптической пластичности и выбрало данный вид животных по важным техническим причинам (из-за больших легкодоступных нейронов). То же самое было и с "дурацкой затеей" исследования мутаций у обычных плодовых мушек, которое дало ученым понимание генетики, генетически обусловленных заболеваний и помогло найти их лечение.

Что происходит во время обучения: изменение синапсов

Как упоминалось ранее, обучение сводится к изменению работы нервной системы с помощью механизма, меняющего с помощью опыта ее функциональную реакцию (конечно, соответствующим способом).

Большую часть XX века одна из важнейших проблем нейронауки заключалась в попытках определить, что изменяется во время обучения. Эту проблему часто называли поиском *инграммы*, или следа в памяти, появляющегося в результате процесса обучения. Идея заключалась в том, что обучение и память оставляют в мозгу следы, которые могут быть обнаружены и в конце концов поняты. Теории следов в памяти варьировались от изменений в белке и синтезе ДНК до голографических электрических полей в мозге.

Звучит немного фантастично, но оказывается, что некоторые из этих идей были правильными. Обучение меняет мозг. Больше всего меняется сила синапсов, позволяющих выполнять нейронные вычисления, а не количество нейронов и их связей, как в ходе развития. Изменение силы синапсов позволяет обучаться быстрее, чем в случае добавления новых нейронов и их связей (новые нейроны добавляются *иногда* в качестве реакции на обучение, но этот процесс более медленный, чем быстро происходящие синаптические изменения).

Нейронные вычисления: нейронные элементы И и ИЛИ

Важнейший вклад в понимание механизма формирования памяти был сделан не традиционной нейронаукой, а исследованиями в области искусственного интеллекта и тем, что сейчас называется *компьютерной нейронаукой*, областью, пытающейся понять, как нервная система выполняет такие задания, как распознавание паттернов.



Чтобы приблизиться к пониманию нервной системы как вычислительного устройства, компьютерные нейроученые должны были создать абстрактные модели нейронов и математически смоделировать работу нейронных сетей и во многих случаях с помощью электронных средств выполнять те же виды вычислений, что и нейроны.

Эта работа велась на заре компьютерной эры, и наиболее наглядной моделью нейронных вычислений был компьютер. Компьютеры работают с помощью таких логических элементов, как И и ИЛИ. Если бы удалось показать, что нейроны могут выполнять вычисления И и ИЛИ, то ученые могли бы изучать работу электронных логических сетей, чтобы узнать, как нейронные сети обрабатывают информацию.

Вот как действуют операции классических логических элементов И и ИЛИ (рис. 15.1).

» **Логический элемент ИЛИ** может иметь любое количество входов (А, Б и т.д.), и выход (О) логического элемента ИЛИ будет "истинным", если *любой* из входов будет истинным. Число 1 представляет собой вход, который является истинным; 0 представляет вход, который не является истинным.

» **Логический элемент И** может также иметь любое количество входов. Его выход истинен, тогда и только тогда, когда *все* (каждый) из его входов истинен (1).

В нижней части рис. 15.1 изображен нейрон с тремя входами. Вопрос состоит в том, что может вычислять такой нейрон и как он делает эти вычисления?


ЗАПОМНИ!

Имейте в виду разницу между памятью в нервной системе и памятью компьютера. Компьютерная память — это фрагменты информации, представленные последовательностью битов, которые хранятся в локации памяти, выделенной другой последовательностью битов, которая работает как поинтер этой локации. Память в нервной системе — это изменение веса синапсов (обычно), которое меняет способ действия нейронных сетей. Поэтому память в нервной системе — это не обязательно предметы (или элементы, или символы), которые могут быть восстановлены. Например, когда вы практикуете и улучшаете ваш теннисный удар, позволяющая вам это сделать память состоит из небольших синаптических изменений, широко представленных от вашей зрительной системы, которая видит шар, и до ваших мотонейронов, которые контролируют все мышцы тела, чтобы вы могли ударить по мячу.

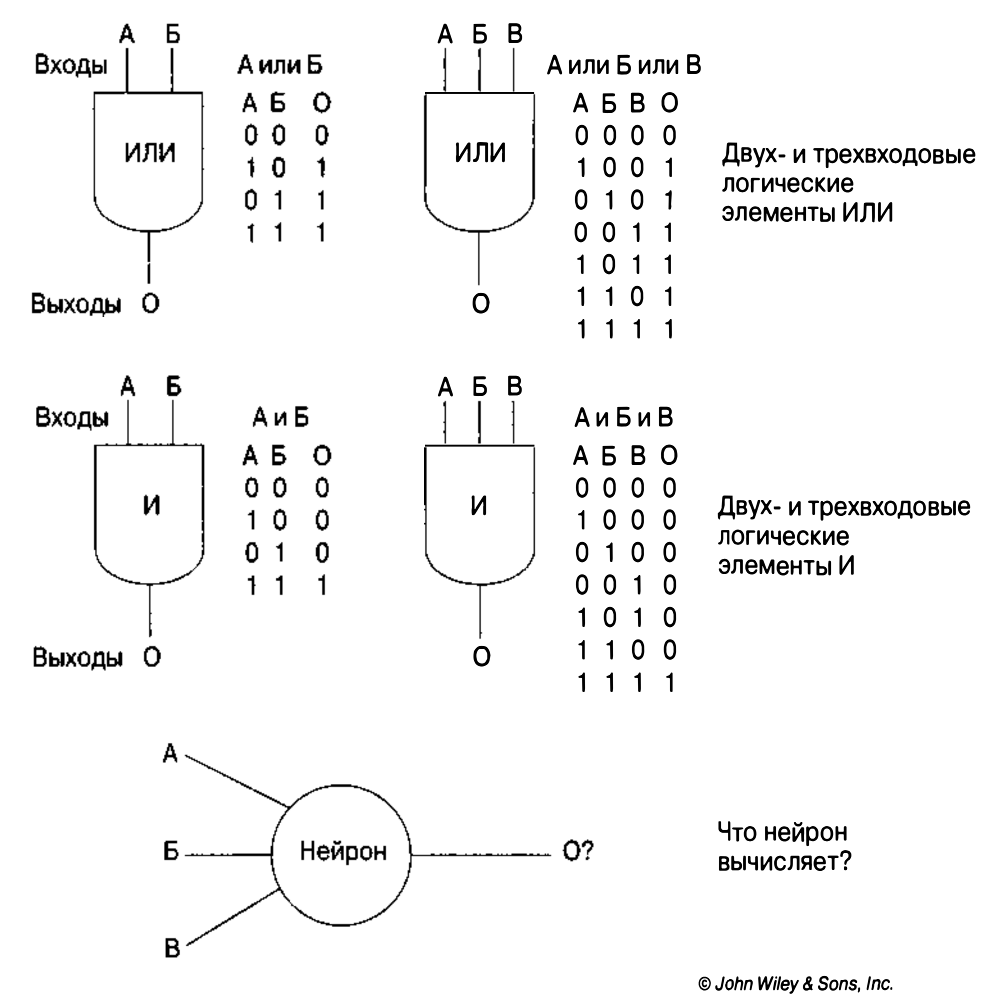


Рис. 15.1. Компьютерные логические элементы и нейрон

Нейрон Мак-Каллока–Питтса

Гигантский прогресс в представлении нейронов как вычислительных устройств был сделан Уорреном Мак-Каллоком и Уолтером Питтсом. Мак-Каллок и Питтс предложили ставшую классической модель нейрона, который теперь обычно называют искусственным нейроном. На рис. 15.2 показан один из его вариантов.

Мак-Каллок и Питтс показали, что искусственный нейрон (как упрощенная копия естественного) может имитировать стандартные логические операции — конъюнкции (логическое "И"), дизъюнкции (логическое "ИЛИ") и логическое отрицание входного сигнала. Все эти операции являются функциями синаптического веса. Мак-Каллок и Питтс также показали, что система таких

нейронов, соединенных соответствующим образом, способна выполнить любую функцию и, таким образом, представляет собой идеальный нейрокомпьютер.

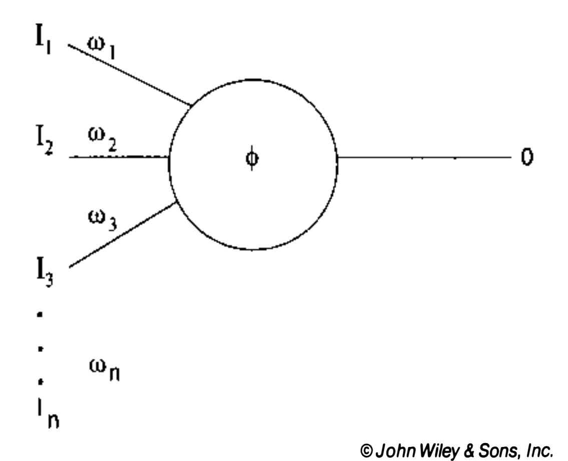


Рис. 15.2. Функции нейрона Мак-Каллока–Питтса

Рассмотрим для примера логические функции "И" и "ИЛИ". Представьте себе нейрон Мак-Каллока–Питтса (рис. 15.2) с тремя входами (I_1, I_2 и I_3). Каждый вход (который может равняться 1 или 0) связан с синаптическим весом, обозначенным символом ω. В первую очередь искусственный нейрон суммирует (в телах клеток) все входы I по весам их синапсов ω. Полученная сумма I_i представляет собой некоторое число, например 0,4 или 2,1.

Полученная сумма обрабатывается с помощью так называемой *функции фи* (обозначена на рис. 15.2 буквой φ), она же *функция активации*. Это по своей сути порог, действие которого основано на пороговом значении чувствительности нейрона, достижение которого обеспечивает запуск сигнала. Предположим, в нейроне на рис. 15.2 порог равен 1. Следовательно, если сумма входов, умноженная на синаптический вес каждого входа, больше или равна единице, выход нейрона равен 1, если меньше — нулю.

Для того чтобы нейрон Мак-Каллока–Питтса выполнил логический алгоритм "И", *вес* (ω) каждого входа должен быть достаточно мал, и тогда *все* входы должны активироваться для того, чтобы их суммы, умноженные на веса, были бы больше или равны пороговому значению. Чтобы нейрон Мак-Каллока–Питтса выполнял логический алгоритм ИЛИ, вес каждого входа должен быть высок настолько, чтобы превышать пороговое значение.

Нейронные сети, образованные нейронами Мак-Каллока–Питта, могут выполнять те же логические операции, что и цифровая логическая сеть, — для этого нужно добавить логический элемент "НЕТ", который с точки зрения нейронов является просто тормозящим синапсом. Таким образом, мозг или, по

крайней мере, некоторые его части могут работать, как цифровой компьютер (некоторые нейронные сети, похоже, работают скорее как аналоговые компьютеры, поэтому мозг является объединением и тех, и других).



Искусственный нейрон Мак-Каллока–Питтса помог исследователям понять, что ключевым фактором в нейронных вычислениях является вес синапса. Другие ученые под руководством Мак-Каллока и Питтса показали, как системы искусственных нейронов могут научиться выполнять такие задания, например распознавать паттерны, изменяя веса в соответствии с определенными математическими правилами. При таком подходе вопрос об обучении и памяти у живого организма превращается в вопрос о том, каким образом происходит вычисление синаптического веса непосредственно в мозге.

Смена проводки мозга: NMDA-рецептор

Компьютеры могут выполнять вычисления с помощью логических элементов И, ИЛИ и НЕ, потому что инженеры очень тщательно проектируют схемы, определяющие положение каждого отдельного элемента. Большинство цифровых компьютеров будет сбоить, если хотя бы один логический элемент будет работать неправильно. Но, как уже говорилось, 20 000 генов генома не могут закодировать триллионы синапсов в мозге. Более того, даже если синапсы могут быть закодированы какой-то генетической моделью, она не может определить, как учатся нейроны (или как адаптируется мозг, когда нейроны случайным образом умирают).

Установка соответствующего синаптического нейронного веса означает изменение его силы во время фундаментального процесса обучения. Исследователи начали думать, что *где-то* в мозгу должны быть *какие-то* синапсы, сила которых может меняться для выполнения новых (в процессе обучения) нейронных вычислений. Это допущение привело к трем важнейшим вопросам.

- Как синапс меняет свою силу?
- Какие это синапсы и где они находятся?
- Какой сигнал контролирует это связанное с обучением изменение?

Начиная с 1960-х годов велась охота за рецептором памяти, который может изменить свой синаптический вес, делая возможным обучение. Хотя работа Кандела по фасилитации у *Aplysia* (беспозвоночного морского моллюска с большими, легко регистрируемыми нейронами) изящно продемонстрировала синаптические механизмы, опосредующие процессы привыкания и фасилитации, большинство нейроученых считали этот феномен слишком одномерным, чтобы объяснить нейронные механизмы обучения в целом, особенно в таких сложных нервных системах, как нервная система человека.

Знакомство с NMDA-рецептором

В 1970-х — 1980-х годах появилась целая индустрия мелких лабораторий, которые искали модификацию силы синапса в мозге таких млекопитающих, как лабораторные крысы. Типичная подготовка включала в себя взятие среза мозга умершего экспериментального животного и поддержание его живым с помощью погружения в искусственную спинномозговую жидкость (похожую на нормальную внеклеточную жидкость в головном и спинном мозге). Электроды, вставленные в отдельные клетки, показывали мельчайшие синаптические изменения при стимуляции клеток, имевших синапсы с измеряемыми клетками.

Наиболее распространенными среди использовавшихся нейронных тканей были срезы неокортекса и гиппокампа. Хотя многие исследователи предпочитали мозговой срез неокортекса как место нахождения более высоких познавательных функций, вскоре стал доминировать срез гиппокампа из-за его понятной роли в формировании памяти. Несколько связанных с обучением изменений в весе синапсов наблюдалось в ряде лабораторий. Они часто включали в себя необычный рецепторный тип глутамата, который имел предсказанные свойства изменяемых синапсов. Это был NMDA-рецептор. (NMDA — *n-метил D-аспартат*, название химического агониста, имитирующего действие глутамата на этот рецептор.)


ЗАПОМНИ!

NMDA-рецепторы присутствуют во всей центральной нервной системе, но особенно их много в гиппокампе, который играет первостепенную роль в формировании памяти и взаимодействует с корой посредством долговременного потенцирования и обратных синапсов.

NMDA-рецептор в действии

NMDA-рецептор, изобилующий в гиппокампе, представляет собой *ионотропный* (содержащийся в ионных каналах) рецептор нейромедиатора глутамата. Однако в отличие от большинства лиганд-активируемых (связывающих нейромедиатор) рецепторов, NMDA-рецептор блокируется ионами магния в полости пор, когда нейрон находится в нормальном состоянии покоя, с потенциалом на внутренней стороне около 56 милливольт по отношению к внешней внеклеточной жидкости. В таком случае связывания глутамата из пресинаптической терминали недостаточно для открытия ионного канала NMDA. Однако ион магния удаляется, если соседний не-NMDA глутамат-ионный канал (обычно их называют AMPA и каинатные каналы) также активируется и деполяризует мембрану нейрона. Совпадение связывания глутамата и присутствия его на участке мембраны, деполяризированной другим входом, открывает

NMDA-канал. Другими словами, активация NMDA-рецептора требует, чтобы его пресинаптическая терминаль высвобождала глутамат *и* чтобы другая пресинаптическая терминаль высвобождала глутамат на соседний рецептор. Этот рецептор реализует нейронную функцию алгоритма "И" (рис. 15.3).

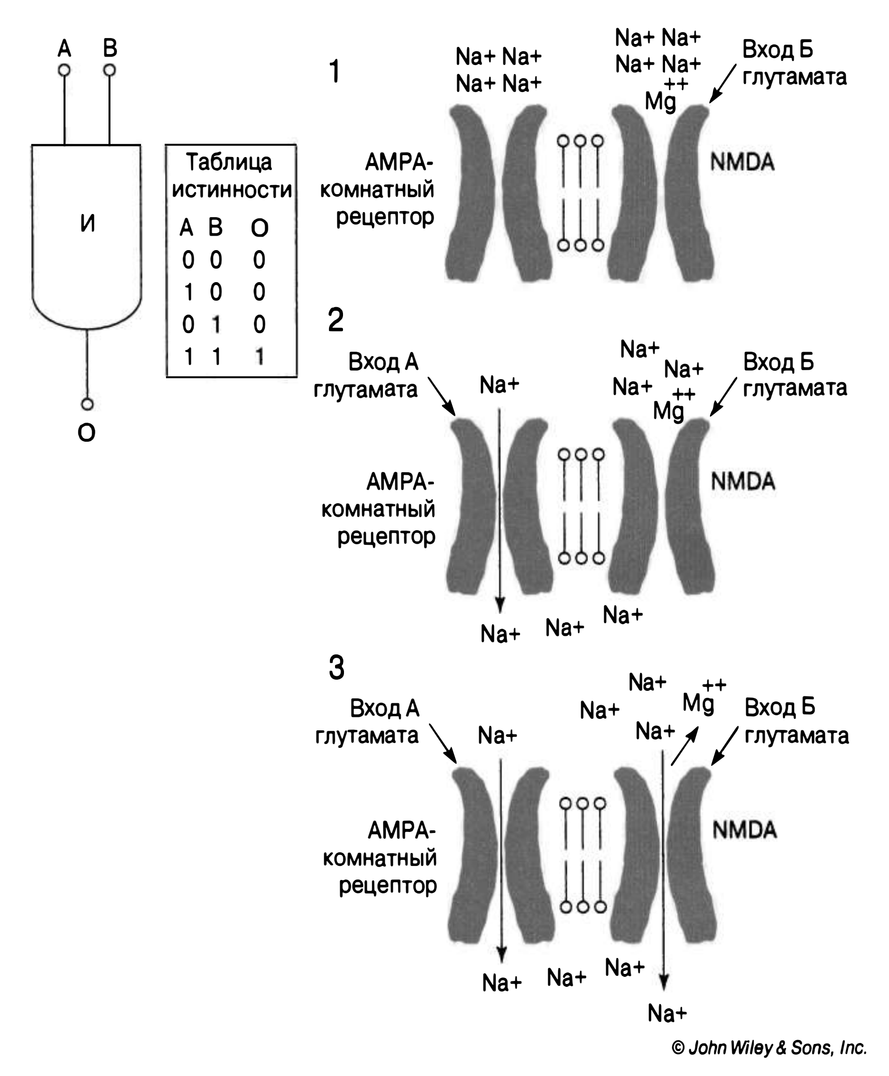


Рис. 15.3. Обнаружение совпадения и NMDA-рецепторы

Но это только половина истории. Другая половина состоит в том, что NMDA-рецептор способен изменить свою силу как функцию от совпадающих входов. Открывшийся NMDA-рецепторный канал имеет необычное (для типичного активируемого лигандного канала) свойство, заключающееся в том, что он позволяет значительному количеству кальция, а также натрия проходить

через канал. Поступление кальция в нейроны обычно имеет много вторичных эффектов, которые часто называют *эффектами второго мессенджера*. Один из этих эффектов, по-видимому, заключается в том, чтобы при определенных обстоятельствах увеличить потенциал синапса. Это изменение синапса зависит как от пресинаптического, так и постсинаптического механизмов, изучение которых является предметом многих современных журнальных статей по нейронаукам.

В левой части рис. 15.3 показана диаграмма и стандартная таблица истинности логического элемента "И" (как на рис. 15.1). Для того чтобы выход этого элемента был истинным (1), оба входа должны быть равны 1.

В правой части рис. 15.3 показана диаграмма двух глутаматных рецепторов, часто находящихся вместе (очень близко друг к другу на одной и той же дендритной ветке). Слева находится общий рецептор AMPA-каинатного типа, который является типичным ионотропным рецептором для глутамата, имеющим канал, который открывается, когда глутамат связывается с лиганд-связывающим участком. Справа находится NMDA-рецептор, который также является ионотропным, но немного другим.

В начале последовательности (изображение 1) пресинаптическая терминаль, обозначающая что угодно (например, красный цвет), высвободила глутамат, который связал NMDA-рецептор справа. Этот NMDA-рецептор требует не только связывания с лиганд-глутаматом, как многие ионотропные рецепторы, но в своем нормальном состоянии он также имеет ион магния (Mg++), застрявший на входе в рецептор и его блокирующий. Ион магния притягивается к отрицательным зарядам в аминокислотах, расположенных в той же части рецептора, а также к отрицательной сети зарядов внутри нейрона в его *спокойном*, не деполяризованном состоянии. Поэтому, если только глутаматный вход в этот рецептор является активным, канал не открывается.

Однако вблизи NMDA-рецептора находится другой, отличающийся от него тип рецептора глутамата, AMPA-каинатовый (названный по имени экзогенных агентов, связывающих этот тип рецептора). Если этот рецептор получает глутамат из его пресинаптического входа, означающего, например "птица", он открывается (изображение 2) и позволяет положительным ионам натрия (Na+) проходить через его канал. Эти положительные ионы натрия деполяризуют внутреннюю часть нейрона или такую его часть, как дендритный отросток, и выталкивают положительный ион магния в NMDA-рецепторе, открывая этот канал, если он уже содержит связанный с ним глутамат (изображение 3).

Таким образом, NMDA-канал является нейронным алгоритмом "И", требующим как активности пресинаптического входа (связывающего глутамат), так и *одновременной активности* соседнего AMPA-каинатового канала. В этом

гипотетическом случае данный двухрецепторный комплекс обнаруживает красную птицу, возможно, кардинала.

Усиление синапса: долговременное потенцирование

То, что происходит затем, еще более интересно и не показано на рисунке. Когда NMDA-рецепторы многократно активируются любым конкретным совпадением, синапсы становятся сильнее; т.е. для пресинаптической входной пары становится легче вызвать открытие NMDA-канала. Это происходит с помощью механизма, называемого *долговременным потенцированием* (существует также *долговременная депрессия*, которая уравновешивает все так, что синапсы не усиливаются).

Находящийся в гиппокампе нейронный феномен, называемый *потенцированием спаренных импульсов*, как считается, лежит в основе обучения. Экспериментальная установка вызывала стимуляцию аксонов, которые проецируют в гиппокамп из волоконного тракта, называемого перфорантным путем, в срезанном (рис. 15.4) участке гиппокампа, взятого у мертвого животного. Регистрировались нормальные реакции возбуждения постсинаптического потенциала (ВПСП) для каждого индуцированного входящего спайка у нейронов-мишеней этих волокон, расположенных в другой области гиппокампа, называемой *зубчатой извилиной*. Однако, если делалась кратковременная высокочастотная стимуляция этих волокон, постсинаптическая реакция в зубчатой

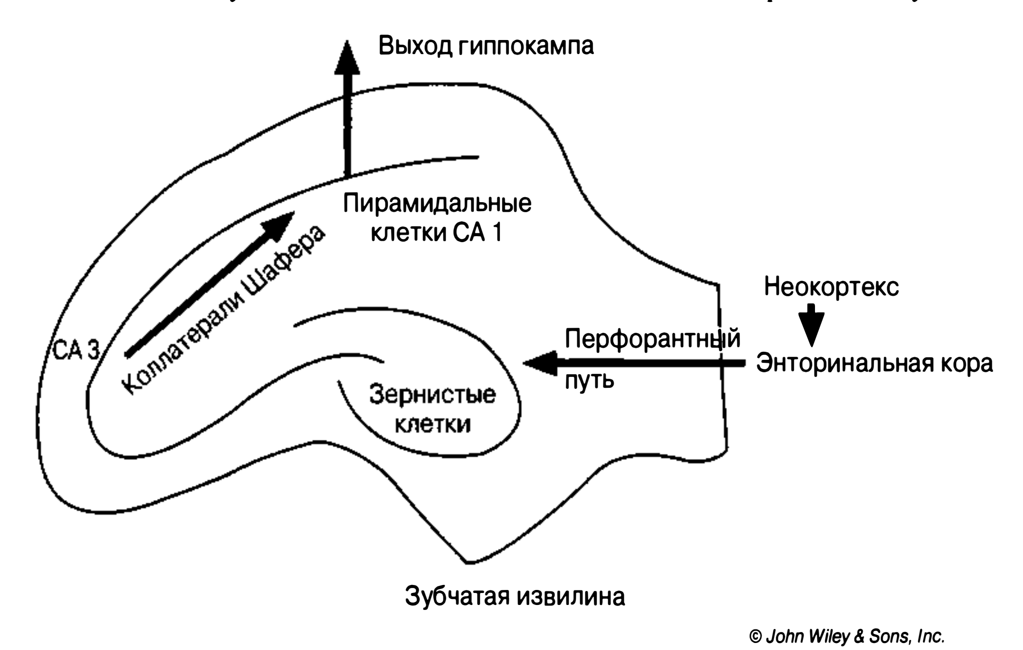


Рис. 15.4. Области гиппокампа

извилине на отдельные спайки могла быть увеличена до нескольких часов и продолжалась до тех пор, пока существовал экспериментальный срез. Учитывая, что это долговременное потенцирование существовало, пока существовал мозговой срез, некоторые исследователи считают, что в живом мозге оно может длиться бесконечно долго.

Роль гиппокампа в обучении и запоминании

Вы можете помнить номер телефона автосервиса, где обслуживается ваша машина, в течение времени, требуемого лишь для того, чтобы набрать его, но вы будете помнить имя вашей сестры всю свою жизнь. Одним из наиболее интенсивно исследуемых вопросов в когнитивной психологии является природа двух разных типов памяти — кратковременной и долговременной. Когнитивная нейронаука стремится определить место в мозге, где находятся эти виды памяти, и выявить используемые ими процессы. Как выяснилось, гиппокамп играет решающую роль в перемещении памяти из кратковременной формы в долговременную.

Переход из кратковременной памяти в долговременную

Находясь за рулем, вы осознаете расположение движущихся по сторонам автомобилей и всегда знаете, безопасно ли будет поменять полосу движения. Но эта ситуация постоянно меняется. Вы знаете (и помните) каждую ситуацию, пока вам нужно ее решать, но в конце поездки вряд ли вспомните марку каждого отдельного автомобиля, появлявшегося на вашем пути.

Короткая память является *одноразовой*, она используется по мере необходимости, а затем отбрасывается. Только небольшая часть информации, проходящей через вашу кратковременную память, достигает долговременной памяти, и для этого, как правило, необходимо, чтобы информация была для вас достаточно важной, чтобы вы ее *повторяли* (прокручивая снова и снова), или настолько важной, чтобы вы не переставали о ней думать (другой способ повторения).

Кратковременная память существует в двух местах: в латеральной префронтальной коре и гиппокампе. Нейроны в латеральной префронтальной коре сохраняют свою активность, представляя вход после его завершения, так что вы можете использовать память для выполнения соответствующей задачи, например набора номер телефона (в главе 13 содержится больше информации о префронтальной коре).

Процесс переноса информации из кратковременной в долговременную память требует действия гиппокампа.

Задача гиппокампа состоит в обеспечении набора модифицируемых нейронных алгоритмов “И” для нейронной активности. Эти алгоритмы “И” гиппокампа получают вход из всей коры и таким образом представляют то, что происходит в текущей ситуации. Эти активированные NMDA-синапсы (которые возникают при отправке высокочастотных сигналов) затем усиливают синапсы, представляющие всю корковую активность, связанную с каким-либо конкретным событием. Например, вы были в *этом* парке, сидели на *этой* скамейке, и *в это* время *эта* птица пролетала над вами...

СЛУЧАЙ С ГМ

Важную роль гиппокампа в обучении продемонстрировал печально известный случай пациента ГМ. ГМ был эпилептиком с трудноизлечимыми судорогами. Фокусом (местом возникновения) его судорог был гиппокамп (что является вполне обычным: височная доля, где расположен гиппокамп, часто инициирует судороги по еще непонятным причинам).

Хотя удаление мозговой ткани является крайней мерой при лечении неврологических состояний, отдельные случаи эпилепсии настолько серьезны, что эта процедура оправданна. У некоторых эпилептиков судороги случаются почти каждый час, и они почти полностью недееспособны, не могут работать или участвовать в каких-то значимых социальных взаимоотношениях. Только небольшая часть таких пациентов реагирует на фармакологическое лечение. Но если место возникновения судорог хорошо локализовано в мозге, удаление этой ткани может полностью (или почти полностью) устранить припадки. Более того, часто удаляемая пораженная ткань головного мозга не работает нормально, и окружающая ее ткань берет на себя ее функции.

Проблема с ГМ заключалась в том, что хирурги удалили гиппокамп с *обеих* сторон его мозга. Результатом, который в течение многих лет наблюдала Бренда Милнер и другие специалисты, стало то, что, хотя судороги у ГМ сильно сократились, у него пропала способность переносить информацию из кратковременной в долговременную память, хотя его прежняя долговременная память осталась неповрежденной.

Каждый день ГМ думал, что сегодня дата его операции. Он мог беседовать с персоналом больницы о событиях из своей жизни до операции, но, если сотрудник больницы уходил на несколько минут и возвращался, ГМ не помнил о разговоре. Его жизнь застыла в настоящем, и он так и не восстановил способность запомнить что-нибудь из того, что происходило после дня операции. Он оставался пациентом больницы до самой смерти в 2008 году. Интересно, что после операции он начал играть в шашки с больничным персоналом, но, несмотря на свои успехи, не помнил, как играл каждую предыдущую игру. Случай с ГМ стал драматической иллюстрацией разницы в нейронных субстратах кратковременной и долговременной памяти.

Матрица совпадения детекторов

Разные области неокортекса проецируют в гиппокамп матричным способом, чтобы сделать там возможным совпадение детекторов (рис. 15.5). Основная идея (в упрощенном виде) состоит в том, что цвета предметов бывают представлены в одном месте мозга, а типы животных в другом. Если вы видите зеленую лягушку, пересечение произойдет в матрице гиппокампа зеленого и лягушки в нейроне, который будет детектором совпадений этих понятий. Таким образом, когда вы видите зеленую лягушку, активируются кортикальные области, отвечающие за зеленый и за лягушку, они активируют клетку зеленой лягушки в гиппокампе, синапсы которой усилились.

Представьте себе, что какие-то области зрительной коры кодируют разные цвета объектов, и эти цветовые детекторы проецируют на линию совпадений детекторов гиппокампа. Какие-то другие области коры могут иметь нейроны, реагирующие на типы звуков или вкусов животных (птиц, ящериц и т. д.). В гиппокампе существует один детектор совпадений, реагирующий на желтых лягушек, другой, реагирующий на зеленых млекопитающих, и т.д. Конечно, настоящий гиппокамп имеет много похожих клеток разного назначения.

Усиление синапсов гиппокампа осуществляется с помощью процесса, называемого *долговременным потенцированием*, описанного ранее, в котором синапсы усиливаются, когда одновременно очень активны несколько входов, производя короткий высокочастотный разряд. Также происходит зеркальный процесс, называемый *долговременной депрессией*, который уменьшает силу синапса, если синапсы не активны одновременно.

Повторяя эту матричную структуру, вы можете получить детекторы совпадений гиппокампа, которые избирательно реагируют на любой список условных качеств. Если эти качества представлены много раз (много желтых лягушек), то с помощью долговременного потенцирования некоторые группы совпадающих детекторов будут активироваться при появлении характеристик, которые обозначают желтую лягушку — маленький размер, находится рядом с прудом, ест жуков и т. д. Сейчас эти нейроны кодируют абстрактные понятия высокого порядка при обучении путем создания таких контентных клеток.



Гиппокамп не так важен для очень кратковременной памяти, которая вас окружает и, по-видимому, является работой латеральной префронтальной коры. Скорее, гиппокамп отвечает за передачу кратковременной памяти в долговременную, которая фактически хранится в самом неокортексе. Нейроученые знают это благодаря известному пациенту ГМ.

Детекторы совпадений гиппокампа

Красный
Синий
Зеленый
Черный
Желтый

Птица
Ящерица
Лягушка
Рыба
Млекопитающее

© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 15.5. Матрица памяти в гиппокампе

Припоминание как знание: корковые механизмы

Важный аспект системы "гиппокамп — кора" в процессе формирования воспоминаний состоит в том, что не только кора проецирует в гиппокамп и вызывает синаптическое усиление, но нейроны гиппокампа, синапсы которых были активированы, также проецируют свою активность обратно в кору и могут активировать ее быстрее из гиппокампа, чем из сенсорного входа.

Это означает, что вы можете воссоздать в своей коре версию паттерна активности, произошедшего, когда вы действительно что-то переживали. Когда вы продолжаете думать (или *повторять* воспоминание о каком-то переживании), активность реверберирует между гиппокампом и корой. Если вы повторяете достаточно долго (что, в частности, происходит во время REMEMBER-сна), модифицируемые синапсы в коре изменяются так, что сама кора может воспроизводить нейронную активность, связанную с переживанием.



ЗАПОМНИ!

Долговременная память существует в тех же корковых областях, которые представляют собой начальное переживание. Гиппокамп — это блокнот для сохранения повторений, чтобы сформировать долговременную память. Гиппокамп также взаимодействует с латеральной префронтальной корой, в которой содержится рабочая память, хранящая воспоминание ровно столько времени, сколько нужно, чтобы вы могли выполнить задачу, зависящую от этого воспоминания, — например, вспомнить, находится ли кто-то в слепой зоне на дороге, прежде чем менять полосу.

Одна из наиболее интересных моделей, объясняющая функцию гиппокампа, появилась в результате многоэлектродных записей гиппокампа у свободно перемещающихся крыс, бегущих (вы уже догадались) по лабиринту. Исследователи обнаружили, что клетки в гиппокампе крысы, называемые *клетками места*, и области у входа в гиппокамп, называемые *клетками решетки*, реагировали, когда крысы находились в определенных местах лабиринта. Следовательно, разные клетки активировались разными местоположениями в лабиринте. После того как экспериментаторы выяснили, что клетки места и клетки решетки связаны с конкретными местами в лабиринте, они могли фактически определить, в каком месте лабиринта находится крыса, просто глядя на то, какие клетки места и решетки были активны. В экспериментах крысы изучали эти лабиринты, чтобы получить вознаграждение (возможно, сыр).

Один из увлекательных фактов об этих экспериментах заключается в том, что, когда крысы спали после тренировочных занятий и вступали в фазу REMEMBER-сна, их гиппокампы отыгрывали назад правильную

последовательность прохода лабиринта, последовательно активируя клетки места и клетки решетки, а также участки коры, стимулированные зрением, звуком, запахом или какими-то другими аспектами, кодирующими эту локацию в лабиринте. Это воспроизведение происходило со скоростью, примерно в семь раз превышающей реальную, с которой крысы пробегали лабиринт. Если крысам не давали заснуть REMEMBER-сном, они не закрепляли дневную тренировку и не запоминали лабиринты так же хорошо.

Большинство нейроученых были удивлены тем, что долговременная память находится в тех же областях коры, которые обрабатывают сенсорный вход во время начального опыта, и ученые действительно не очень хорошо понимают этот феномен. Тем не менее NMDA-рецепторы существуют во всем неокортексе, и опыт в период развития явно может менять неокортекс. Некоторые опосредующие эту пластичность развития механизмы, возможно, также являются основой обучения. Так или иначе, в XXI веке должна быть проделана большая работа, чтобы разобраться в этой специфике.

Знать и знать, что вы знаете: контекстная и эпизодическая память

Изображение на рис. 15.5 входов в гиппокамп не содержит главного компонента — лобных долей, которые также в него проецируются. Эта проекция обеспечивает нечто иное, чем просто идентичность объекта внимания, как он представлен в теменной, затылочной и височной долях. Вход лобной доли участвует в контексте.

Контекст — это информация о конкретном событии с участием объекта, а не просто информация о самом объекте. Контекст — это знать, где вы узнали, что столицей штата Алабама является Монтгомери, а не просто знание самого факта. Контекстная память называется *эпизодической памятью*, т.е. памятью, связанной с событием или эпизодом. Общая память о фактах называется *семантической памятью*.

Богатая эпизодическая память является одной из отличительных особенностей человеческого сознания. Животные явно выучивают много ассоциаций, эквивалентных семантической памяти. Например, моя собака знает, что еда поступает в миску рано утром и что дождь бывает после грозы. Однако обладают ли вообще животные эпизодической памятью — неясно, потому что эпизодическая память включает в себя осознание себя в своем конкретном окружении в конкретное время. Это осознание, в свою очередь, зависит от того, что представляет собой рабочая память, которая у людей гораздо сложнее, чем у любых других животных, благодаря нашим большим лобным долям.



Эпизодическая память состоит из контента и контекста. Контекст включает в себя все, связанное с определенным опытом в тот момент. Например, возможно, вы видели желтую лягушку вчера, в солнечный день, в пруду возле школы с вашей подругой Сьюзи. Кортикальные области, которые представляют все эти аспекты опыта, также проецируются в гиппокамп и могут быть связаны между собой и с созерцанием желтой лягушки. Теперь у вас есть гиппокампальные нейроны, реагирующие на конкретную желтую лягушку, увиденную вчера с Сьюзи, и желтую лягушку, увиденную несколько лет назад в школьном пруду, и т.д. Не забывайте также, что проекции из неокортекса в гиппокамп включают как низкие (реалистичные, детальные), так и высокие (абстрактные) ассоциативные уровни значения, так что контекст для любого воспоминания может быть довольно детальным и конкретным.

Если память кодируется, то как активность в клетках гиппокампа производит опыт воспоминания? Как я уже упоминал, не только практически весь неокортекс проецируется в гиппокамп, но и гиппокамп делает проекции назад во весь неокортекс.

Теперь предположим, что вам посчастливилось увидеть что-то желтое. Оно активирует детекторы желтого цвета в вашей коре, а затем и сеть желтых клеток в гиппокампе (см. рис. 15.5). Среди клеток гиппокампа на этой линии есть вчерашний детектор желтого (лягушки), у которого были усилены синапсы. Через контрольный механизм, еще не до конца понятый учеными, эта активация может вызвать активацию клетки желтой лягушки в гиппокампе, которая проецируется назад и активирует все корковые области, активированные во время вчерашнего переживания, которые в свою очередь проецируются назад в гиппокамп, и он усиливает образ. Если активированы все области мозга, которые были активированы вчера, когда вы пережили встречу с желтой лягушкой, конечно же, вы будете переживать это событие в вашем сознании и сейчас.

Потеря памяти: забывчивость, амнезия и другие расстройства

В нормальной жизни наша неспособность запомнить вещи может происходить либо потому, что сама память слишком слаба (синапсы недостаточно усилены), либо потому, что, несмотря на существование воспоминания, мы не можем его восстановить. В последнем случае, учитывая некоторые подсказки,

мы могли бы вспомнить, но, если память слишком слаба, мы не сможем вспомнить, независимо от того, сколько подсказок или зацепок нам дано.

Невозможность восстановить память может быть временной или постоянной. Все мы переживали временную потерю памяти, когда что-то, как говорится, вертится на языке, и мы уверены, что знаем это, но не можем восстановить данный факт в данный момент. Эта неспособность может быть вызвана тревогой и отвлекающими факторами, которые затрудняют концентрацию. Это также может быть связано с контекстом. Вспоминание чего-то в контексте, в котором вы это впервые узнали, легче, чем вспоминание в совершенно другом контексте. Например, проводились эксперименты с аквалангистами, которые запоминали список слов под водой, а затем их просили вспомнить эти слова как на суше, так и под водой. Результат? Под водой они делали это лучше.

Память также может быть потеряна из-за травм головы и эпилептических припадков, которые нарушают деятельность мозга. Поскольку процесс консолидации памяти между гиппокампом и корой может занимать недели, нарушение активности мозга, как правило, больше всего влияет на самые свежие воспоминания.



Электрошоковая терапия (и с недавних пор некоторые формы транскраниальной магнитной стимуляции — ТМС) является формой лечения, воздействующего на память для лечения депрессии. Идея заключается в том, что переживающие депрессию люди интерпретируют и запоминают все, что оказало на них негативное воздействие. Эти негативные воспоминания порождают чувство безнадежности и в дальнейшем негативно влияют на текущий опыт. Уничтожая недавние негативные воспоминания, эта терапия устраняет влияние на пациента строго отрицательного набора установок.

Также люди могут страдать синдромом временной потери памяти, известным в медицине как *транзиторная глобальная амнезия* (ТГА). ТГА может происходить без очевидных физиологических причин, таких как инсульты и другие повреждения головного мозга, но иногда является следствием экстремального физического напряжения, особенно у мужчин. Ученые полагают, что иногда ТГА возникает из-за *транзиторной ишемии*, недостаточного притока крови к некоторым частям мозга, например к височным долям. ТГА, если она не связана со значительными повреждениями головного мозга, может пройти через нескольких дней, после чего больной вспомнит, что он действительно женат на Дженнифер, несмотря на свое поведение в последние два дня.

ПОДАВЛЕННЫЕ И ЛОЖНЫЕ ВОСПОМИНАНИЯ

Подавленные воспоминания включают определенное блокирование механизма поиска воспоминаний, которые существуют и в определенном случае могут быть восстановлены. Воспоминание может быть подавлено, например, если вы научились думать о чем-то другом при первых признаках начала формирования контекста конкретного (скажем, болезненного) воспоминания. Этот навык может стать настолько автоматическим, что воспоминание становится практически невосстановимым.

Некоторые медицинские психологи в 1980-х годах и позже стали известны благодаря тому, что использовали гипноз, чтобы "восстановить" подавленные воспоминания о сексуальном насилии в детстве. Некоторые из этих случаев закончились судебными обвинительными приговорами в насилии. Однако доверие к этому движению было утрачено, когда реальные факты стали свидетельствовать о том, что некоторые осужденные за насилие на самом деле не могли его совершить, потому что, например, не находились в том городе в тот день, когда предполагаемое насилие совершалось.

Тщательно проверенные исследования психолога Элизабет Лофтус также показали, что крайняя внушаемость, которая возникает во время гипноза и при некоторых методах допроса, может создавать ложные воспоминания о внушенных событиях, которые никогда не происходили, особенно у детей. Это исследование не означает отрицания существования таких вещей, как подавленные детские воспоминания о сексуальном насилии, а означают лишь, что гипноз и наводящие вопросы не являются надежным методом раскрытия реальных случаев подавленных воспоминаний.

Другой вид потери памяти связан с невозможностью переживать соответствующие чувства от эмоционально значимых образов или переживаний. Эти случаи не всегда рассматриваются как непосредственные проблемы с памятью; однако нарушения в системе "миндалина — орбитофронтальная кора" (подробнее об этой системе рассказывалось в главе 14) представляют собой своего рода потерю памяти, в которой пациенты не имеют соответствующих реакций на страх в опасных ситуациях, подобных тем, которые они испытывали ранее и которые должны вызывать реакции страха.

Известный неврологический случай железнодорожника Финеаса Гейджа показал, что повреждение лобной доли может сохранить умственный интеллект относительно нетронутым, но сильно повредить эмоциональный и социальный интеллекты. После того как в результате несчастного случая на работе Гейдж утратил бóльшую часть функции своей орбитофронтальной коры, он вернулся к работе, но стал безответственным, неуравновешенным и постоянно

проигрывал деньги, выстраивая бессмысленные схемы обогащения, которыми ранее не интересовался. Вы можете больше узнать о его истории в главе 12.

Как стать умнее: улучшение обучения

Обучение — это путь длиною в жизнь. Оно происходит удивительно легко, когда вы молоды, труднее после подросткового возраста и очень тяжело в зрелые годы. Мы мало что можем изменить в процессе старения, кроме как заботиться о себе, но мы можем сохранить или даже увеличить способность обучаться, участвуя в интеллектуально сложных действиях. В этом смысле мозг подобен мышце, которую вы можете либо всегда использовать, либо потерять.

Быстрее всего мы обучаемся и, как правило, получаем от этого удовольствие, когда сталкиваемся с умеренно сложными задачами, с которыми можем справиться. Оказывается, что крайне важно упражняться и иметь стимулирующий реальный жизненный опыт, потому что обучение — это не чисто интеллектуальная деятельность, а нечто, встроенное в нашу способность, например выяснить, как добираться до новых мест и ладить с новыми людьми.

Нейронаука изучает механизмы обучения, чтобы улучшить способность обычных людей обучаться, а также для диагностики и лечения так называемой неспособности к обучению. Хотя не найдены таблетки, позволяющие нам за один вечер запомнить Википедию, сегодня есть прочная научная основа для применения конкретных методов обучения, позволяющих улучшить результаты, как объясняется в следующих разделах.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Термин *расстройство обучения* в большинстве случаев понимается неправильно. Такие когнитивные дисфункции, как дислексия и дисграфия, большинством ученых не считаются основанными на какой-либо конкретной дисфункции механизма обучения. Скорее, они являются результатом дисфункции в каком-то аспекте центрального представления соответствующего сенсорного входа, который обнаруживается во время обучения. Одна из причин, по которой ученые знают об этом, — то, что дети, демонстрирующие конкретно эти недостатки, прекрасно обучаются всему остальному.

Распределение времени обучения на много коротких занятий

Во многих реальных жизненных ситуациях люди должны чему-то учиться, но в целом могут посвятить этому только определенное количество часов. Как выясняется, способ распределения этих часов имеет большое значение.

Обучение лучше всего работает, когда выделенное на него время распределяется на много коротких уроков, а не на одно длительное занятие. Извини, Вирджиния, хоть зубрежка и позволит тебе худо-бедно сдать экзамен (и это лучше, чем ничего), но она не имеет ничего общего с долговременной памятью. Причина? Вы не оставляете достаточно времени для реверберации системы "гиппокамп — кора", чтобы закрепить выученное за несколько ночей без сна.

Достаточное количество сна

Большая часть реверберации "гиппокамп — кора" происходит во время REMEMBER-сна, и эксперименты на крысах, лишенных REMEMBER-сна, показали, что они не запомнили хорошо выученное расположение лабиринта (см. раздел "Припоминание как знание: корковые механизмы" выше в этой главе для детальной информации об опытах на крысах). Важная роль REMEMBER-сна в обучении также является плохой новостью для тех, кто не спал всю ночь, чтобы сдать экзамен, потому что это только сильно загружает рабочую память без надлежащего ее укрепления, требующего переноса информации в долговременную память.

Упражняться мысленно

Во время сновидений о движении и когда вы воображаете движение, активность в моторной части лобной доли очень похожа на активность, когда человек реально двигается. Таким образом, что было экспериментально доказано, только умственное повторение таких действий, как удар по теннисному мячу, может улучшить ваши реальные показатели удара. В настоящее время спортивные психологи и тренеры систематически учат спортсменов представлять себе последовательность движений, которую они будут выполнять в их виде спорта, и включать эту практику в свои тренировки наравне с упражнениями на поле.

Награда и наказание

Одним из результатов десятилетнего моделирования обучения с помощью искусственной нейронной сети является то, что как успех, так и неудача могут быть поучительными. Неудача является сигналом для изменения веса синапсиса, а успех означает, что какое-то подмножество должно быть усилено. В обоих случаях оптимальное изменение должно быть очень умеренным, чтобы неудача не вызвала полного разрушения того, что сеть уже знает, а успех не вызвал аддикцию к отстаиванию единственного результата.



Одной из функций системы дофамина в мозге является обеспечение обратной связи награды (наказания) за адаптацию мозга к действиям, в которых вы участвуете. К сожалению, различного типа наркотики могут прямо или косвенно захватить эту систему и привести к зависимости, включая зависимость как от ситуаций и поведения с использованием препарата, как и от самого препарата. Понимание фармакологии мозга позволяет находить как все более мощные наркотики, так и новые способы борьбы с их побочными эффектами. Поскольку злоупотребление наркотиками существовало задолго до того, как многое стало понятно о мозге, хотелось бы надеяться, что знания о мозге и химических процессах, которые он использует, позитивно повлияют на человечество, а не приведут к новым проблемам с зависимостью.


Библиотека Медика @umniymedik



Глава 16

Развитие и модификация сетей мозга: пластичность

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Развитие неокортекса

» Отбраковывание мелких соединений триллионов единичных синапсов

» Нарушения развития нервной системы

» Стареющий мозг

Самый мощный из известных нам компьютеров, состоящий из примерно 100 миллиардов клеток и квадриллиона синапсов, строит себя сам. Разумеется, это мозг. Мозг строит себя без четкого плана конечной структуры. ДНК в геноме человека задает набор основных правил, по которым клетки делятся и мигрируют, чтобы сформировать общую структуру нервной системы. Детали возникают из взаимодействий между нейронами при посредстве глиальных клеток, которых может быть в десятки раз больше, чем собственно нейронов.



Рассмотрим гнездо термитов или муравейник. Эти строения могут состоять из сотен метров тоннелей и десятков помещений, в которых налажена циркуляция воздуха и предусмотрена защита от наводнений во время дождя. Но ни один термит — главный архитектор

> или термит — прораб-строитель не определяет дизайн. Они бегают кругами и реагируют на характеристики окружающей среды и на то, что делают находящиеся рядом с ними другие термиты. Бывает много неправильных начинаний. Но в результате проб и ошибок этих реакций хватает, чтобы строить арки, выкапывать ходы и связывать всю колонию эффективной системой туннелей.

Так и с мозгом. Геном кодирует правила, по которым возникнут несколько сот областей головного мозга. Несколько других правил определяют приблизительную локацию этих областей, их приблизительный размер и приблизительный характер внутренних связей. Это составляет общую программу *развития*. Химические сигналы из локального окружения и взаимодействия между нейронами, как между термитами, определяют конечную *функциональную архитектуру*. Игра проб и ошибок нейронов и их синаптических сил, пока все не заработает каким-то взаимно удовлетворительным (для нейронов) способом, называется *пластичностью*, которая составляет предмет этой главы.

Развитие с момента зачатия

Новый организм появляется, когда сперматозоид и яйцеклетка объединяются, чтобы образовать *зиготу*. До того как они встретятся, сперматозоид и яйцеклетка развиваются в результате процесса клеточного деления, называемого *мейоз*, в котором каждая дочерняя клетка получает только одну нить двойной цепочки ДНК-хромосомы, имеющейся у взрослых. Когда сперматозоид и яйцеклетка сливаются, хромосомы сперматозоида соединяются с хромосомами яйцеклетки, образуя новый двойной набор хромосом, одна половина которого принадлежит матери, а вторая — отцу. В результате такого соединения ДНК появляется уникальное, отличное от всех других людей существо, даже если речь идет об однояйцевых близнецах.

Из этой единичной клетки будет развиваться организм, состоящий из многих триллионов клеток. Практически каждая из тысяч разных типов специализированных клеток имеет одну и ту же ДНК, но то, какие гены в ней выражены, будет определять ее дифференцировку в клетку кровеносных сосудов, почек, легких или в нейроны различных типов.

Появившаяся из эктодермы: эмбриональная нервная система

После оплодотворения зигота начинает делиться и формирует сферу, состоящую из клеток, которая называется *бластула*. Примерно через 10 дней бластула перестает быть сферической и дифференцируется в *гаструлу*, которая состоит из трех основных слоев ткани.



> **ВСЕ МИТОХОНДРИИ ПЕРЕШЛИ К ВАМ ОТ МАТЕРИ**
>
> ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ
>
> Внутри цитоплазмы неоплодотворенной яйцеклетки находятся митохондрии, которые есть в клетках всех млекопитающих и служат для производства энергетических АТФ-молекул. Митохондрии превращают сахар в АТФ — универсальную энергетическую валюту клеточной активности. Митохондрии имеют собственную ДНК и делятся независимо от деления клетки, в которой они находятся, согласно с энергетическими потребностями клетки. С другой стороны, единственным вкладом сперматозоида в яйцеклетку для формирования зиготы является ядерное ДНК.
>
> Работающие с человеческими генеалогическими линиями ученые используют этот факт для выявления чисто материнских линий наследственности с помощью анализа мутаций митохондриальной ДНК. Поскольку митохондриальная ДНК передается от матери к детям обоих полов, ее анализ является одним из самых мощных инструментов отслеживания генеалогических линий.

- **Эндодерма** образует органы, связанные с пищеварительной системой, такие как печень и поджелудочная железа, а также эпителий пищеварительной и дыхательной систем.
- **Мезодерма** производит мышцы, кости, соединительную ткань, кровь, кровеносные сосуды и другие структуры.
- **Эктодерма** дает рождение эпидермису кожи, головному мозгу и нервной системе, на чем мы и сфокусируемся в этом разделе.



ЗАПОМНИ!

Формирование нервной системы начинается тогда, когда зародышевый слой эктодермы начинает формировать нервную пластинку. Эта нервная пластинка со временем складывается вовнутрь, образуя нервный желобок. Наконец, желобок закрывается сверху, образуя нервную трубку. Нервная система развивается из этой трубчатой структуры, сохраняя внутри центральную полость, которая даст начало вентрикулам головного мозга и центральному каналу спинного мозга.

Задний, средний и передний мозг: деления эктодермы

Дальнейшие клеточные деления в эктодерме делят развивающуюся нервную систему на *ромбэнцефалон*, образующий задний мозг; *мезэнцефалон*, превращающийся в средний мозг; и *прозэнсефалон*, из которого формируется передний мозг.

Заметным структурным изменением в ходе развития эмбриона становится его сгибание сравнительно с начальной прямолинейной формой. Его складки называются головным, мостовым и шейным *изгибами*.

Изображения на рис. 16.1 показывают основные этапы развития эмбриональной нервной системы. На начальной стадии развития (до третьей недели беременности) эмбрион имеет линейную форму головастика, как показано на рис. 16.1, *а*. Между окончанием третьей недели и началом пятой недели образуется головной изгиб (рис. 16.1, *б*). Еще через две недели происходят остальные главные изгибы (мостовой и шейный, показанные на рис. 16. 1).

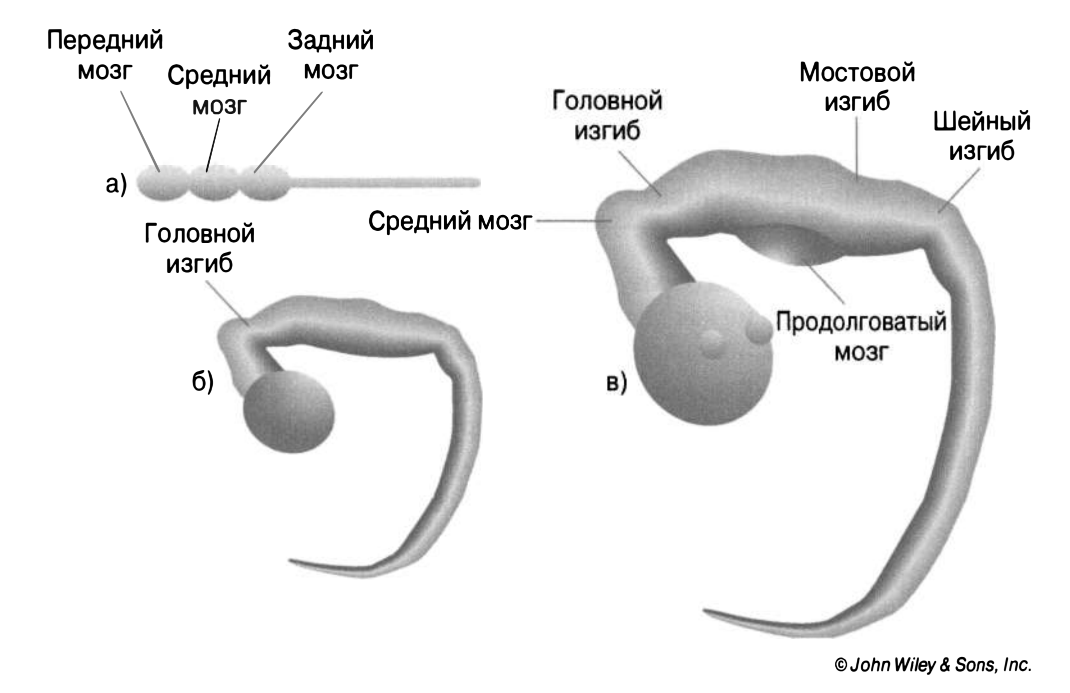


Рис. 16.1. Эмбриональное развитие заднего, среднего и переднего мозга



ЗАПОМНИ!

Рассматривая прогрессию от *а* через *б* к *в*, обратите внимание на то, что эти три участка мозга вначале имеют примерно равные размеры (а у низших позвоночных, таких как ящерицы, они, как правило, остаются такого же размера). Однако позже у млекопитающих, и особенно у человека, передний мозг становится относительно больше, чем средний или задний мозг. Передний мозг состоит из *промежуточного мозга*, который будет включать в себя таламус, гипоталамус и гипофиз, а также *конечного мозга*, который будет включать неокортекс и базальный ганглий.

Онтогенез — не повторение филогенеза, хотя и похож

На самых ранних стадиях развития (называемых *онтогенезом*) человеческий эмбрион очень напоминает стадии развития таких наших эволюционных предков, как ящерицы (см. рис. 16.1, *а*). Через месяц или два человеческий эмбрион напоминает эмбрионы большинства других млекопитающих.

Эрнст Геккель (немецкий биолог XIX века) придумал фразу "Онтогенез — повторение филогенеза". Перевод: эмбриональное развитие человека (*онтогенез*) следует теми же этапами, что и в целом эволюция видов (*филогенез*). Эта идея не является буквально истинной, потому что (1) существуют этапы и формы в человеческом (или любом другом) эмбрионе, которых нет у какого-то предыдущего вида, и (2) существуют формы предыдущих видов, которых нет в человеческом эмбрионе.

Тем не менее, поскольку млекопитающие произошли от хладнокровных позвоночных, но имели более длинный период внутриутробного развития, б*о*льшая часть их ранних внутриутробных форм сходна с таковыми у их хладнокровных предков, потому что они имеют один общий план развития тела, предопределенный в начале эволюции. По этой же причине эмбрионы приматов напоминают эмбрионы других млекопитающих, от которых они произошли, поскольку большая часть дифференциации между приматами и другими млекопитающими произошла позже в эволюции.

Поэтому, хотя развивающийся эмбрион не повторяет в буквальном смысле эволюционный путь развития организмов, вы можете обнаружить, что некоторые эмбриональные структуры сходны с эволюционными предками в том порядке, в котором наши предки эволюционировали. Например, киты эволюционировали от наземных животных. Во время эмбрионального развития кита появляются зародышевые структуры конечностей, а затем перед рождением исчезают. Передние конечности кита (их ласты) произошли в основном из передних лап их предков, в то время как зародыши их задних конечностей появляются на короткое время во время эмбрионального развития, а затем просто исчезают (за исключением нескольких небольших рудиментарных костей).

Добавление слоев: развитие коры головного мозга

В течение почти полувека основная масса усилий нейроученых была направлена на понимание развития неокортекса — крупнейшей, наиболее доминирующей структуры человеческого мозга.

Неокортекс имеет однородную шестислойную организацию клеточных сетей на всем своем протяжении, это позволяет предположить, что все области неокортекса развивались изначально с помощью общих структурных правил. Причина? 20 000 кодирующих генов, которые определяют весь человеческий

организм, не могут составить подробный план для 100 миллиардов нейронов мозга и квадриллионов взаимосвязанных синапсов, а также для взаимодействующих глиальных клеток. Чтобы эта универсальная структура нейронных сетей могла обрабатывать входы всех пяти органов чувств, а также выполнять программы управления движением, синаптические связи должны быть во время развития тонко настроены в соответствии с паттернами активности и опытом, наложенным на каждую неокортикальную область. Эта тонкая настройка развития, которая впоследствии стабилизируется в постоянные нейронные сети, называется *пластичностью*.

Нейронные стволовые клетки и мигрирующие клетки-предшественники

Неокортекс развивается из специализированного слоя нервных стволовых клеток из так называемой *вентрикулярной зоны*. Эта зона расположена ниже того, что становится белым веществом неокортекса. Расположенные в этой зоне нейронные стволовые клетки асимметрично делятся: одна часть разделившейся клетки остается нейронной стволовой клеткой, а вторая становится мигрирующей клеткой и переходит в определенный неокортикальный слой, где дифференцируется в специальный тип клеток, например пирамидальных. Эта мигрирующая клетка называется *мигрирующей клеткой-предшественником*.

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ

Использование стволовых клеток вселяет большую надежду на лечение многих дегенеративных состояний человека, потому что, как только их вживляют в поврежденную область, они реагируют так, словно во время развития должны устранить повреждение путем дифференциации в соответствующие типы клеток и структур. Однако стволовые клетки трудно найти и идентифицировать. Исходные стволовые клетки находятся в эмбрионах, так как высокий их процент является плюрипотентными стволовыми клетками.

В дополнение к многочисленным этическим вопросам, касающимся трансплантации эмбриональных стволовых клеток, существуют также практические проблемы, например отторжение тканей (поскольку эмбриональные стволовые клетки берутся от донора). Один из способов решения этой и других проблем — использование взрослых стволовых клеток самого пациента с дегенеративным состоянием. Проблема заключается в нахождении таких клеток, определении пути их развития и того, как далеко они прошли по пути дифференциации. Некоторые ученые в последнее время добились прогресса в преобразовании некоторых типов клеток, например клеток кожи, в стволовые клетки путем непосредственной модификации экспрессии ДНК.





Все клетки в развивающемся организме имеют одну и ту же ДНК. Клетки дифференцируются в различные ткани и типы клеток в зависимости от того, какая часть ДНК актуально *экспрессированна*, или считана, с помощью РНК-носителя для преобразования в белки. Частично это контролируется отрезками ДНК, которые не производят белок, а регулируют экспрессию других сегментов ДНК. На эти регуляторные последовательности ДНК влияет прошлое и настоящее окружение клетки. В начале развития все клетки являются *плюрипотентными стволовыми клетками*, это означает, что они могут дифференцироваться в любой тип клеток. По мере развития они начинают относиться к энтодермальным, мезодермальным или эктодермальным клеткам, а затем к специализированным типам в пределах этих делений и так далее, пока не дифференцируются в конечный тип клеток и не останутся таковыми в течение всей жизни организма, никогда более не делясь.

Склейка: глиальные клетки и развитие

Как я упоминал ранее, неокортекс представляет собой шестислойную структуру (серое вещество), которая находится над миелинизированными аксонами (белое вещество). Эти шесть слоев надстраиваются по направлению снизу наверх с помощью специальных глиальных клеток, называемых *радиальными глиями*.

Перед началом нейронной миграции радиальные глии расширяют отростки от вентрикулярной зоны (область чуть ниже белого вещества) до поверхности коры. Нейронные клетки-предшественники мигрируют вдоль этих отростков.



Некоторые нейроученые считают, что каждая радиальная глиальная клетка и мигрирующие вдоль нее предшественники нейронов образуют фундаментальную единицу корковой организации, называемую *миниколонкой* (рис. 16.2). Миниколонка состоит примерно из 100 клеток, рассредоточенных по вертикали на протяжении шести корковых слоев.

Эта группа клеток могла возникнуть из мигрирующих клеток-предшественников, которые использовали один отросток радиальной глии для миграции и были взаимосвязаны стандартным образом, воспроизводимым у нескольких сотен миллионов миниколонок, которые представляют собой человеческий неокортекс. Например, в сенсорной коре все клетки одной миниколонки имеют ту же локацию перцептивного поля (хотя отличаются тем, как реагируют на стимул в этой локации). Некоторые исследователи считают, что небольшие

ошибки в расположении этих стандартных миниколонок могут вызвать такие психические расстройства, как аутизм.

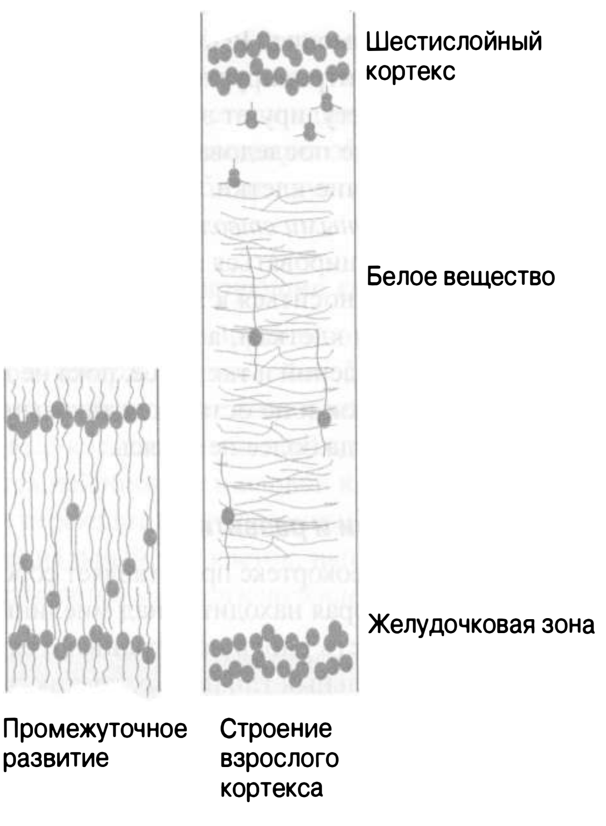


Рис. 16.2. Радиальные глии формируют строительные леса для развития неокортекса

Миграция вдоль радиальных глиальных клеток и дифференцировка

Вот как построен шестислойный неокортекс (рис. 16.3 иллюстрирует эту последовательность).

1. Первые клетки, вышедшие из вентрикулярной зоны, — клетки — предшественники нейронов, результат описанного ранее асимметричного деления — перемещаются вверх по отросткам радиальных глий к слою, находящемуся чуть выше, где заканчивается белое вещество. Там они останавливаются и начинают дифференцироваться.
2. Клетки-предшественники, рожденные позже в клетках вентрикулярной зоны, мигрируют вверх через уже дифференцировавшиеся клетки, чтобы сформировать еще один слой поверх уже существующего слоя.

3. Этот процесс продолжается до тех пор, пока не будет сформирован последний слой. Этот слой является поверхностным клеточным слоем коры.

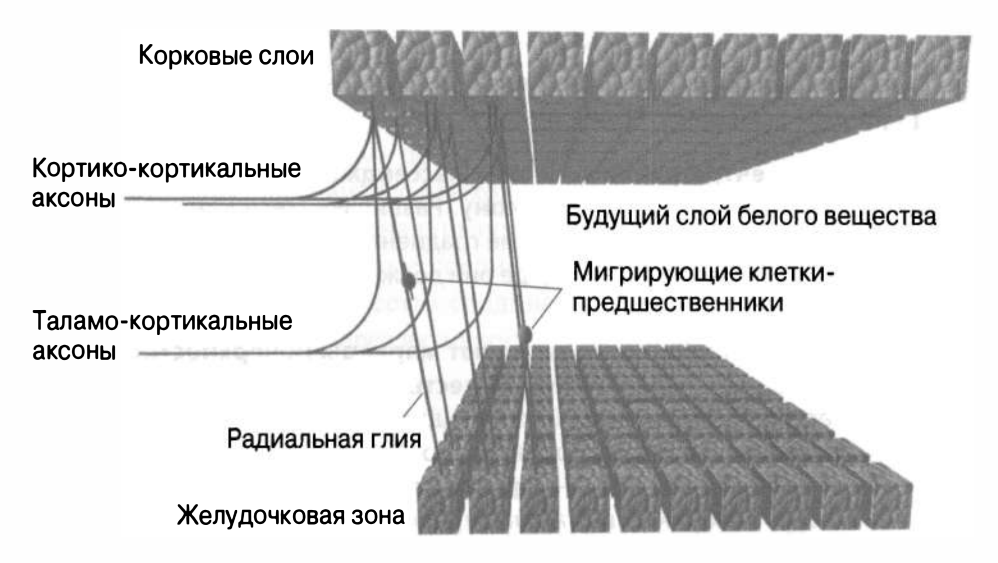


Рис. 16.3. Как шесть слоев неокортекса надстраиваются друг над другом

Общая проводка: как аксоны связывают разные области мозга друг с другом

После образования шестислойной структуры неокортекса начинается проводка аксонов. Нейроны из всех областей коры посылают свои аксоны в другие области коры. Проекции аксонов также идут из таламуса к коре и от коры к таламусу. Все эти (и некоторые другие) аксоны образуют белое вещество.

Главный вопрос нейронауки: как аксоны узнают, куда направляться и к чему подключаться, чтобы достичь своих целевых областей?

Химическая аффинность и маркеры клеточной поверхности



Часто упоминаемое выражение “генетическая программа” дает ложное представление о том, что генетический код содержит какой-то план строения организма. Что генетический код действительно кодирует, так это набор клеточных реакций, которые включают правила или процедуры, которым клетки следуют, когда реагируют на окружающую среду при производстве белков.

В процессе развития соответствующие реакции включают в себя производство клеток — маркеров поверхности и знание о том, когда (и нужно ли)



перемещаться или дифференцироваться при контакте с другими клетками — маркерами поверхности.

Во время эмбрионального развития, еще до образования нервной системы, клетки на дорсальном и вентральном полюсах эмбриона, а также в других ключевых локациях высвобождают химические мессенджеры. Вот что вам нужно знать о них.

- **Концентрации химических мессенджеров устанавливают градиенты по всему эмбриону**. Развивающиеся клетки чувствуют множественные химические градиенты и используют эту информацию, чтобы определить, где они должны быть и какими тканями они должны стать.
- **Клетки также экспрессируют маркеры поверхности, действующие как трофические вещества.** Это молекулы, распознающиеся рецепторами на мигрирующих клетках, которые притягивают к себе и направляют рост аксонов. Когда растущие аксоны входят в контакт с клеткой — маркером поверхности на своем пути, маркеры поверхности стабилизируют рост аксонов. Геном кодирует производство набора химических градиентов, которые определяют конкретные реакции в развивающихся клетках, например: клетки в ядре А должны отправить свои аксоны в ядро Б и, когда они туда попадут, сделать синапс на дендритах, несущих клетку — маркер поверхности В.

Объединение основных структур мозга

Химическая аффинность и системы клеток — маркеров поверхности укомплектовывают большинство основных структур мозга и взаимосвязей через последовательность этапов, которые очень обобщенно можно представить так.

1. Целевые области развиваются.
2. Эти области выделяют аффинные (родственные) вещества.
3. Нейроны, проецирующие в эту целевую область, посылают туда аксоны, часто используя глиальные клеточные отростки в качестве путей миграции.


ЗАПОМНИ!

С помощью сложного управления геном только устанавливает основную структуру головного мозга. Детали проводки налаживаются рядом механизмов. Один из важнейших — конкуренция между проекциями нейронов за целевые синапсы. Этот процесс контролируется активностью в самих нейронах, которая возникает как в период эмбрионального развития, так и после него. В следующем разделе приведены подробности.

Обучение на опыте: пластичность и развитие кортикальных карт

Химической аффинности и системы клеток — маркеров поверхности, определенных геномом, достаточно, чтобы получить основные аксонные пути к приблизительно правильному целевому ядру. Но детали соединения на уровне триллионов отдельных синапсов выходят за рамки управления геномом. Окончательные соединения устанавливаются после процесса конкуренции, при котором избыточные исходные соединения обрезаются до конечного, более функционального подмножества соединений. Этот процесс называется *пластичностью* и работает через активность собственно развивающейся нервной системы.

Эмбрион развивается не в вакууме. Плод получает телесные ощущения в результате движений его матери и своих собственных движений. Звук проникает в матку и активирует слуховую систему. Там, где нет прямой стимуляции частей развивающейся нервной системы (например, зрения), происходит спонтанная отправка сигналов. Это побуждает ганглиозные клетки в сетчатке посылать сигналы даже до того, как появились фоторецепторы. Спонтанная активность в спинном мозге вызывает сокращение мышц. Спонтанная отправка сигналов часто происходит волнами, которые помогают формировать правильные синаптические связи.

Пластичность работает как вид рукопожатий между пред- и постсинаптическими нейронами. Среди случайных первоначальных избыточных взаимосвязей нейронов некоторые группы их входов оказываются более эффективными в управлении постсинаптическими нейронами, чем остальные. Эти соединения будут стабилизированы, а другие удалены. Нейроны, которым не так повезло и которые в конечном итоге не имеют достаточного количества синапсов, умирают. Это называется *синаптический прунинг* (обрезание), и глиальные клетки играют важную роль в этом процессе.



ЗАПОМНИ!

Пластичность позволяет развивающемуся организму компенсировать непредвиденные отклонения от общего плана развития из-за мутаций или повреждений. Предположим, например, что либо случайная мутация, либо токсин, поглощенный матерью, разрушают сетчатку плода. Опосредованная пластичностью конкуренция в ходе развития удалит много синапсов визуальных путей из областей неокортекса, близких к слуховым и соматосенсорным входам, которые займут их место. Это может помочь конкретному человеку

компенсировать отсутствие зрения с помощью большей слуховой и сенсорной остроты. Пластичность также работает в пределах одного органа чувства, чтобы компенсировать серьезные дефекты.

В следующих разделах мы рассмотрим, как пластичность формирует начальную, генетически запрограммированную, взаимосвязь для создания организованных механизмов неокортикальной обработки, таких как сенсорные и моторные карты.

Картирование: перенестись в мир зрения, слуха и осязания

Единым паттерном взаимосвязей, встречающимся во всех сенсорных областях неокортекса, является картирование. Рассмотрим следующие примеры.

- Первичная зрительная кора содержит *ретинотопическую карту*, где находящиеся рядом ганглиозные клетки сетчатки (после трансляции через латеральное коленчатое ядро в таламусе) проецируют в находящиеся рядом корковые клетки. Поскольку оптика глаза гарантирует, что смежные локации в сетчатке соответствуют смежным локациям визуального поля, зрительное поле картируется упорядоченным образом на поверхность зрительной коры (глава 5 содержит больше информации о визуальной системе).
- В соматосенсорной системе (см. главу 4) карта в первичной соматосенсорной коре представляет собой упорядоченную, хотя и искаженную карту кожи.
- В слуховой коре (глава 6) карта на периферии представляет собой соответствующие первичной организации слуховых нервных волокон закодированные (*тонотопические*) частоты, которые покидают улитку в разных диапазонах.

Точные карты, приводящие к хорошо организованным топографическим взаимоотношениям между локациями на поверхности коры и локациями сенсорных рецепторов на периферии формируются в коре двумя основными способами.

Во-первых, посредством процессов клеточной адгезии аксоны клеток, находящиеся рядом в проецирующей области, как правило, остаются рядом, когда достигают целевой корковой области. Это автоматически создает некоторую топографию между периферией и неокортексом. Во-вторых, эта карта дополнительно уточняется другими механизмами, зависящими от активности. Они включают в себя настройку соединений от входящих к выходящим клеткам, так что соседние входящие клетки управляют соседними выходящими клетками. Важный аспект этого процесса называется *правилом Хебба*, которое мы обсудим в следующем разделе.






Общие сигналы и общая проводка: правило Хебба

Повсюду в развивающейся нервной системе существует конкуренция за синаптическое пространство. Например, в сетчатке ганглиозные клетки дендритных деревьев конкурируют за синаптический вход с предшествующими клетками (биполярными и амакриновыми), когда посылают свои аксоны в таламус. Так как таламус и кора не могут предвидеть, какие клетки ганглия победят в конкуренции, должен существовать механизм, который позволяет корковым клеткам сохранять полученные из ганглиозных клеток сетчатки синапсы-"победители" и избавляться от проигравших.

В 1949 г. канадский психолог Дональд О. Хебб предположил, что должен существовать принцип, с помощью которого синапсы могут модифицироваться в зависимости от активности, локальной к синапсу, т.е. не зависящей от какой-либо информации или процесса, непосредственно связанных с самим синапсом.

Правило Хебба

Хебб изложил свою идею следующим образом: "Когда аксон клетки А находится достаточно близко, чтобы возбуждать клетку Б, и многократно и настойчиво участвует в ее иннервации, увеличиваются некоторые процессы роста или метаболические изменения в одной или обеих клетках (например, А эффективна как одна из клеток, иннервирующих Б)". На нормальный язык это можно перевести так: "Нейроны, которые вместе возбуждаются, связываются вместе". Конечно, как показывает сама цитата, ни сам Хебб, ни кто-либо другой, в то время еще не знал, как именно этот местный синаптический механизм модификации будет работать.

Несмотря на то что не было точно известно, какие механизмы могли опосредовать этот принцип синаптической модификации, идея вызвала огромный интерес, поскольку предлагаемый механизм был полностью локальным, и можно было представить множество схем, которые выполняли бы эту работу. Например, когда и пред-, и постсинаптическая стороны синапса часто активируются вместе, каждая сторона может высвобождать дополнительные метаболические вещества, которые вместе могут усиливать синапс.

Закон Хебба, как стало известно, породил множество исследовательских программ в области вычислительной нейронауки и искусственного интеллекта, выдвинувших два предположения.

» Пластичность и обучение происходят путем модификации силы синапсов (модификация веса синапса обсуждалась в главе 15).

» Эта модификация происходит в соответствии с взаимосвязанной активностью в пред- и постсинаптических элементах синапсов.

Применение правила Хебба к кортикальным картам

Как это правило относится к кортикальным картам? Рассмотрим две ганглиозные клетки, находящиеся рядом друг с другом в сетчатке. Каждая из этих клеток имеет перцептивное поле, которое является областью визуального мира, спроецированного на ту часть сетчатки, которая иннервирует клетки. Смежные ганглиозные клетки сетчатки имеют перцептивные поля, которые либо в какой-то степени перекрываются, либо примыкают друг к другу. В результате этого текстуры и объекты мира, как правило, будут влиять на обе соседние ганглиозные клетки и производить сходное распределение света в их перцептивных полях. Другими словами, иннервация соседних ганглиозных клеток сетчатки, как правило, связана вместе. Когда аксоны этих ганглиозных клеток достигают латерального коленчатого тела (ЛКТ) в таламусе, изначально они активно разрастаются и пытаются иннервировать много целей, и в этот момент срабатывает правило Хебба. Вот что происходит.

- » Аксоны, идущие к целям ЛКТ из клеток ганглия, находящихся далеко друг от друга в сетчатке, не будут иннервировать вместе, потому что их активность не настолько связана, как у соседних ганглиозных клеток.
- » Смежные ганглиозные клетки связаны не только друг с другом, но и с клетками цели, с которыми они в данном случае иннервированы вместе, потому что когда эти ганглиозные клетки посылают одновременный сигнал, он отправляет сильный вход в целевую ЛКТ-клетку.

Таким образом, это приводит к увеличению веса аксонов соседних ганглиозных клеток, активирующих одну цель, тогда как отдаленные друг от друга клетки ганглия не получают увеличения веса, если иннервируют ту же самую цель.

До тех пор пока начальная проекция из сетчатки в ЛКТ остается примерно упорядоченной (например, по химическим градиентам), правило Хебба гарантирует, что окончательная проводка сформирует хорошую карту. Этот механизм прунинга и очищения очень важен в зрительной системе, поэтому в ходе развития сетчатки еще до появления фоторецепторов волны организованных, самоиндуцированных, спонтанных сигналов постоянно перемещаются по ней, чтобы создать внутренне образующийся связанный сигнал.

Когда таламус проецирует в кору, происходит аналогичный процесс. Механизмы химической аффинности отправляют таламические аксоны в нужную неокортикальную область, где они конкурируют за синаптическое пространство на постсинаптических дендритах кортикальных нейронов. Правило Хебба стабилизирует синапсы соседних таламических клеток и одновременно с этим удаляет несвязанные входы.

Эффекты окружающей среды: природа или воспитание

После того как с помощью генетического контроля образуется общая структура мозга, как я объяснил в предыдущих разделах этой главы, его мелкие детали устанавливаются с помощью активности самой нервной системы. Зависящая от активности модификация синапсов во время эмбрионального развития встроена в высоко конкурентный процесс, в котором нейроны сначала производятся в избыточном количестве, а затем проигравшие отмирают. После внутриутробного развития аналогичные конкурентные процессы происходят в обучении, но вместо уничтожения нейронов в больших количествах воздействие конкуренции направлено в основном на изменение относительного синаптического веса в установленной системе.

Одной из уникальных характеристик человеческого развития сравнительно с другими млекопитающими является то, что производство нейронов у людей продолжается в течение нескольких месяцев после рождения и сопровождается прунингом, который длится до года. К этому моменту достигается относительно стабильное количество нейронов, хотя взрослый нейрогенез продолжается в обонятельной луковице и гиппокампе.

Большинство людей не считают опытом то, что происходит во время эмбрионального развития. Тем не менее нервная система активна, используя даже уникальные механизмы самостимуляции при создании активности в отсутствие прямой сенсорной стимуляции. Каждая мать знает, что плод толкается и производит другие двигательные реакции. Например, тесты показали, что при рождении младенец уже знаком с голосом своей матери, потому что слышал его в утробе. Это возможно благодаря тому, что нейроны в слуховой коре новорожденного на тот момент лучше реагируют на звуки голоса его матери, произнесенные на ее родном языке, чем на другие голоса на этом же языке, или когда мать говорит на языке, который она не использовала, пока ребенок находился в ее утробе.

Генетика: специфика процедуры построения мозга

При делении клетки ДНК *реплицируется* (копируется). Двойная цепочка молекулы ДНК разделяется, и каждая нить производит свою новую комплементацию, создавая две идентичные копии последовательности двойной цепочки ДНК. Эта репликация возможна, потому что базовые пары, составляющие ДНК, являются комплементарными. Это означает, что нуклеотидный цитозин связывается с гуанином, а аденин связывается с тимином с помощью водородных соединений.

За этот процесс отвечает фермент ДНК-полимераза, добавляя нуклеотиды, которые являются комплементарными, к нуклеотидам исходной нити для создания новых нитей.

Другой способ репликации с участием ДНК необходим для создания белков. Первый шаг в этом процессе называется *транскрипцией*, которая является созданием мессенджера РНК (мРНК) из ДНК. РНК химически похожа на ДНК, за исключением того, что:

- РНК содержит сахарную рибозу вместо дезоксирибозы в ДНК;
- дополнительной основой для аденина в РНК является урацил, а не тимин, как в ДНК;
- РНК состоит из одной цепочки, а ДНК из двух.

Следующим шагом в создании белков является *трансляция*, которая представляет собой сборку белков рибосомами с использованием шаблона мРНК. Перед тем как последовательность мРНК транслируется в аминокислотную последовательность, которая образует белок, происходит несколько процессов. В *эукариотических клетках* (клетки с ядрами, как в вашем теле) мРНК (называемая *первичным транскриптом*) подвергается посттранскрипционной модификации, с помощью которой *интроны* (некодирующие части гена) удаляются, чтобы образовать конечную мРНК, которая состоит только из экзонов кодирования.

Последний мессенджер последовательности РНК имеет "стартовый" кодон, кодирующий метионин в эукариотах, определяющих стартовое место для конструирования белка. Рибосомы используют РНК-мессенджер для прикрепления определенных аминокислот к удлиняющемуся белку. Это достигается с помощью молекул, называемых транспортными РНК (тРНК). Каждая тРНК представляет собой небольшую молекулу РНК, связанную с одним типом аминокислот. Другая часть молекулы тРНК комплементарна и связывает специфический тринуклеотид кодон с мРНК. Рибосома связывается с концом молекулы мРНК, а затем перемещается вдоль нее, добавляя аминокислоты, доставленные путем сопоставления с тРНК. После того как тРНК отдает свою аминокислоту белку, он синтезируется, и процесс продолжается до следующего мРНК-кодона, связывания тРНК, переноса аминокислот и высвобождения тРНК. Три специальных стоп-кодона (УАА, УАГ и УГА) в мРНК вызывают окончание процесса и синтеза белка.

Внутри хромосом белки, называемые *белками хроматина*, например гистоны, сжимают и организовывают структуру ДНК для контроля за экспрессией ДНК. Присутствие гистонов блокирует экспрессию ДНК. В процессе, называемом *ацетилированием гистонов*, ферменты гистонацетилтрансферазы (ГАТ) разъединяют гистоновый комплекс из части ДНК, что позволяет

транскрибировать мРНК. Экспрессия ДНК также регулируется путем метилирования ферментами метилтрансферазы, которые добавляют метильные группы к аденину или цитозин-нуклеотидам в ДНК. Определенный вид ДНК, который когда-то назывался “мусором”, потому что он не кодировал белки вне ядра, создает мРНК, который контролирует эти регуляторные процессы.

ЭПИГЕНЕТИКА

После того как молекулярные биологи Джеймс Уотсон и Фрэнсис Крик обнаружили структуру ДНК (используя данные Розалинды Франклин) и наглядный способ, которым двойная, комплементарная структура спирали могла быть воспроизведена, Крик разработал так называемую *центральную догму молекулярной биологии*. Согласно этой догме ДНК производит РНК, а РНК производит белки. Информация идет только одним способом: от ДНК к белкам, и никаким другим. Тем не менее это не всегда так.

Экспрессия самой ДНК сильно регулируется, что позволяет тому же набору хромосом производить сотни различных типов клеток в организме. Большая часть ДНК служит этой регуляторной функции, а не производству с помощью РНК белков, которые используются для определенной структуры внутри клетки.

Процесс изменения экспрессии части клеточной ДНК включает в себя факторы окружающей среды (внутри и снаружи тела), которые влияют на ядро. Это изменение экспрессии ДНК называется *эпигенетикой*. Эпигенетика работает путем изменения экспрессии гена ДНК без изменения последовательности ДНК. Эпигенетические изменения обычно сохраняются при клеточном делении, учитывая возрастающую специализацию клеток в различных частях тела при нормальном развитии. Недавно было обнаружено, что эпигенетические изменения могут происходить в репродуктивных клетках и таким образом передаваться будущим поколениям. Матери в состоянии депрессии могут родить детей, подвергшихся эпигенетическому воздействию психического состояния их матери.

Внешние вещества, поглощаемые клеткой, также могут регулировать производство белка через механизмы гистона и метилирования. Другой процесс, называемый *обратной транскрипцией*, использует РНК вируса, который вошел в клетку, чтобы создать ДНК в клеточном ядре. Обратная транскрипция происходит в ретровирусах, таких как ВИЧ, и является общей характеристикой цикла репликации для многих вирусов, с помощью которых они захватывают механизм транскрипции клеток, чтобы делать копии самих себя.

По неправильному пути: нарушения развития нервной системы

Тот факт, что каждый человеческий геном представляет собой новую, уникальную, полученную от двух родителей комбинацию генов, означает, что каждое зачатие является экспериментом. Первая часть эксперимента заключается в том, может ли этот новый геном управлять развитием жизнеспособного плода, который достигнет полного созревания и рождения.

Распространенное заблуждение о генетике заключается в предположении, что отдельные гены независимо определяют отдельные черты. Данная идея противоречит сложности процесса контроля, создающего жизнеспособные многоклеточные организмы. Значительная часть генома состоит из генов, регулирующих время и уровень экспрессии других генов. Мутация, разрушающая только одну из многочисленных локаций или время градиента в развивающемся эмбрионе, может привести к мальформации жизненно важных органов или тканевых структур и ранней смерти, заканчивающейся выкидышем.

Разумеется, существуют общеизвестные единичные генетические нарушения. К ним относятся серповидноклеточная анемия, кистозный фиброз, болезнь Тея–Сакса, гемофилия и др. Все эти нарушения являются *аутосомно-рецессивными*, т.е. для того, чтобы нарушение проявилось, человек должен унаследовать дефектный ген от обоих родителей. Существуют также аутосомно-доминантные генетические расстройства, такие как болезнь Хантингтона, в которой унаследованный от одного из родителей один доминантный ген приводит к расстройству.

В дополнение к нарушениям, которые могут быть отнесены к конкретным генам, существует много генетических нарушений, для которых не был идентифицирован один ген или о которых даже не известно, являются ли эти расстройства генетическими. Многие нарушения имеют много генетических причин разного уровня тяжести и степени влияния окружающей среды. Например, как аутизм, так и шизофрения показывают высокий уровень наследственности, т.е. как правило, возникают в семьях и особенно у детей, чьи родители страдали от этих расстройств. Однако оказывается, что оба эти расстройства имеют множество генетических причин, связанных с генами в разных хромосомах.

Более того, аутизм и шизофрения не имеют 100%-ного совпадения даже у идентичных близнецов, имеющих одинаковый геном. Это означает, что генетические сочетания, лежащие в основе этих нарушений, должны создавать (в некоторых случаях очень высокую) восприимчивость к расстройству, но и здесь сохраняется такой фактор окружающей среды, как небольшие различия в питании или социальной среде. Различия в окружающей среде у однояйцевых

близнецов существуют даже в утробе, потому что несколько отличающиеся положения плодов в матке подвергают их разной степени воздействия веществ из кровообращения матери, таких как циркулирующие уровни гормона стресса кортизола, а также других неизвестных нам факторов.

"МУСОРНАЯ" ДНК

Многие молекулярные биологи были потрясены, когда впервые выяснилось, что значительный процент ДНК (который в настоящее время оценивается в 98% от человеческого генома) никогда не транслируется в какой-то белок. Термин *"мусорная ДНК"* стал применяться к таким последовательностям, подразумевая, что в некотором смысле эта ДНК является рудиментарной, когда-то имевшей функцию, но утратившей ее за ненужностью. Ситуация оказалась более сложной. Большая часть генома является регуляторной, т.е. занимается кодированием для трансляции и транскрипторной регуляции кодирующих белок последовательностей, а не кодированием непосредственно белка. Эту функцию может выполнять определенная часть ДНК, однажды названная "мусорной".

Другой распространенной ситуацией является наличие *интронов* и *экзонов*. Ген для каждого белка может иметь несколько кодирующих областей (экзонов), прерываемых областями, которые не являются кодирующими (интронов). И интроны, и экзоны изначально кодируются в РНК-мессенджере, используемом для получения конечного белка, но сегменты интрона удаляются с помощью сплайсинговых процессов РНК в клетке перед производством белка. Тем не менее большая часть генома действительно является "мусором", поскольку состоит из многократных повторений от одной до трех базовых пар.

Эти вариации также указывают на то, что могут существовать механизмы положительной обратной связи при работе над такими расстройствами, как аутизм и шизофрения, которые одним удается победить или никогда не запускать, тогда как другие, с такой же генетической восприимчивостью, спускаются вниз по спирали болезни. Хотя маятник сильно качнулся в сторону отношения к таким расстройствам как к органически вызванным, разные люди явно по-разному и с очень разными результатами играют генетической "колодой карт, которую им раздали". Связь между генетикой и психическими расстройствами — главная загадка, которую нейроученым XXI века предстоит решить.



В настоящее время ученые знают лишь кое-что о функциях примерно 50% из 20 000 человеческих генов. Поиск генных мутаций, вызывающих нарушения в развитии, предполагает, что нужно найти одну генную мутацию из трех миллиардов основных пар в геноме

человека, учитывая 0,1% вариаций от человека к человеку, или приблизительно миллион основных пар. Человеческие гены в среднем представляют около 3000 основных пар, хотя есть значительные вариации в отдельных генах, составляющие несколько миллионов основных пар.

Поиск нарушений в генном развитии у мутантных мышей

За последние несколько десятилетий использование мышей сильно способствовало обнаружению генных основ генетических болезней. Кроме того, что мыши имеют много общих с людьми генов, они маленькие, быстро размножаются и вырастают. В результате исследователи могут быстро протестировать влияние мутаций ДНК (изменений в *генотипе*) на большом количестве животных (результат мутации на форме или поведении итогового животного, так называемом *фенотипе*).

Чтобы провести эти исследования, ученые могут сознательно вызывать определенные мутации обычно путем вставки нового сегмента ДНК в эмбрион мыши. В некоторых случаях внутренний ген также заглушается. Техника, называемая *нокаутом*, включает в себя удаление или подавление определенного гена или последовательности генов. Например, если ученые подозревают, что мутация в конкретном белке вызвана генетическим влиянием, они могут выборочно произвести определенные аминокислотные замены в конкретных местах белка у разных линий мышей. Эта процедура может обнаружить, какая область аминокислотных замещений в белке вызывает генетические дефекты, и, следовательно, влечет за собой нарушения сворачивания белка, изменения каталитической активности, связывания рецептора или другие метаболические проблемы, вызванные изменением аминокислоты.

Одним из самых первых и наиболее известных случаев связи мутации с аномалиями развития был случай мыши-мотальщика (названной так из-за особенностей ее движения). Эта мутация возникла спонтанно и стала известна в начале 1950-х годов. Фенотип показал аномально маленький мозжечок и нарушения в организации неокортекса из-за дефекта в белке внеклеточного матрикса *рилине*, участвующем в направлении клеточной миграции (см. раздел “Миграция вдоль радиальных глиальных клеток и дифференцировка” выше в этой главе).

Были созданы нокаутные мыши (у которых гены были выключены для определения их функции по отсутствию) для изучения многих человеческих нарушений, таких как диабет, рак, сердечные заболевания, артрит, старение, ожирение, болезнь Паркинсона и даже злоупотребление веществами. Существуют

также мутации нокаутов со вставленными генами, которые могут быть активированы только в определенных клетках определенных тканей.

ДЕГЕНЕРАЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

ДНК состоит из находящихся в разных локациях четырех азотистых оснований: аденина (A), цитозина (C), тимина (T) и гуанина (G). Триплет из последовательности трех оснований называется *кодоном*. Число уникально возможных кодонов — 64 (четыре разных основания в каждой позиции, умноженные на три позиции). Однако на самом деле ДНК производит только 47 отдельных аминокислот, поэтому некоторые аминокислоты кодируются более чем одним кодоном. Например, GAA и GAG определяют одну и ту же аминокислоту (глутаминовую кислоту). Эта избыточность называется *дегенерацией*.

Это означает, что мутации могут менять некоторые основы ДНК, не влияя на определяемую ими аминокислоту. Кроме того, многие аминокислоты в отдельных белках могут подменяться без существенного влияния на то, как белок сворачивается или его функцию. Из-за этого исследователи, которые ищут мутацию, являющуюся причиной генетического дефекта, должны отбирать их из многочисленных вариаций мутаций в ДНК и аминокислотных последовательностей, не являющихся причиной дефекта.

Иногда поиску генетической основы расстройства помогают случаи, когда вызывающий болезнь неизвестный ген находится в одной и той же хромосоме и рядом с геном, определяющим легко наблюдаемый признак, генетическая основа которого известна. Это означает, что хромосомы людей с наблюдаемым фенотипом могут быть избирательно исследованы, чтобы найти локацию рядом с хромосомой, которая имеет болезненную мутацию. Этот процесс называется *картированием*, или *анализом*, *привязки*.

Влияние окружающей среды на развитие человеческого мозга

Эмбрион особенно восприимчив к чужеродным химическим веществам, потому что его клетки реагируют на химические градиенты и клетки-маркеры поверхности для миграции и дифференцировки, чтобы производить формы и типы тканей. Многие вещества из окружающей среды, мало влияющие на взрослых, оказывают глубокое влияние на развитие эмбриона, так как воздействуют на дифференцировку и миграцию клеток. Общий термин для вызывающих врожденные дефекты веществ — *тератогены*. К ним относятся такие вещества.

- Экологические токсины, например свинец из краски или органическая ртуть, вызывающие уменьшение размера мозга и умственную отсталость.
- Ионизирующее излучение как следствие применения атомного оружия и рентгеновских лучей.
- Инфекции, например цитомегаловирус (ЦМВ), вирусы герпеса, краснухи и сифилиса.
- Предписанные лекарственные препараты, например талидомид — эффективный транквилизатор, который, к сожалению, также приводит к грубым деформациям конечностей плодов у женщин, принимавших его во время беременности, и метотрексат — цитостатический препарат, который назначается при онкологических и некоторых аутоиммунных заболеваниях.
- Злоупотребление такими веществами, как алкоголь (фетальный алкогольный синдром) и кофеин.
- Метаболические нарушения, например диабет и дефицит фолиевой кислоты.

Стареющий мозг

Мозг развивается за счет увеличения числа нейронов и их связей во время эмбрионального развития и раннего детства. В это же время также происходит синаптический прунинг, приводящий к сокращению избыточных синапсов и клеток. Процесс миелинизации аксонов, когда аксоны обвертываются миелиновыми оболочками для создания более быстрой и надежной проводимости потенциала действия, продолжается примерно до конца подросткового возраста. Последними частями головного мозга, которые полностью миелинизируются, являются лобные доли — области мозга, наиболее необходимые для абстрактного мышления и суждения.

Нормальное взрослое состояние характеризуется относительной устойчивостью в числе и структуре клеток, хотя обучение продолжает изменять силу синапсов и заменять нейроны в некоторых локусах — обонятельной доле и гиппокампе. Однако число нейронов начинает снижаться с возрастом из-за дополнительного прунинга, накопления токсинов, метаболических ошибок и, возможно, генетических факторов, программирующих жизнь клетки.

Старение — это сложный процесс, включающий в себя механизмы, которые происходят как на субклеточном уровне, так и во всем организме. Например, теломеры на конце хромосомы внутри ядра клеток способны только на конечное число делений. Каждый раз, когда клетка делится, теломеры сокращаются,

пока не станут слишком короткими для ее деления. Затем клетка может стать неактивной или погибнуть. На уровне всего организма — суставы изнашиваются, а кровеносные сосуды затвердевают или забиваются отложениями. Любое ухудшение в любой из взаимосвязанных тканей или органов тела может отрицательно повлиять на все остальные.

Некоторые теории старения рассматривают его как накопление более или менее случайных дегенераций в многочисленных тканях, что в конечном итоге приводит к гибели всего организма. Другие теории указывают на конкретные явления, такие как сокращение теломеров, предполагая, что жизнь клеток и, следовательно, старение фактически запрограммированы.

Независимо от механизмов ясно, что пик большинства физических и исходных когнитивных способностей приходится на середину — конец первых двадцати лет жизни. Тем не менее когнитивная способность по разным причинам продолжает увеличиваться и после окончания этого возраста. Продолжения роста умственных способностей после прохождения пика физических способностей можно достигнуть путем изменения стратегии.

Жить долго и счастливо: стратегии мозга по изменению продолжительности жизни

В более зрелые годы накопленные знания и опыт в когнитивных функциях, как правило, компенсируют небольшое замедление реакций и возможностей кратковременной памяти. Исследователи интеллекта выделили два вида интеллекта — подвижный и кристаллизованный.

Подвижный интеллект относится к физическим аспектам обработки мозга, в частности скорости, которые сильно напоминают физические способности и, вероятно, как и они, достигают пика в двадцатилетнем возрасте. Эти характеристики включают скорость воспроизведения, объем рабочей памяти и скорость обработки восприятий — типы качеств, которые вы хотели бы видеть у пилота реактивного истребителя или гонщика.

Кристаллизованный интеллект связан со знаниями, особенно со стратегиями использования знаний. Этот тип интеллекта продолжает развиваться после прохождения пика физического, подвижного интеллекта. Значительная его часть имеет отношение к распознаванию паттернов и к хорошей интуиции. Например, давно доказано, что люди, успешно справляющиеся с проблемами, тратят больше времени на осмысление проблемы и поиск аналогий с прежде пережитыми проблемами, чем те, кто плохо решает проблемы. Те, кто плохо решает проблемы, как правило, хватаются за первую пришедшую на ум схему решения и, хотя начинают быстрее, заканчивают позже, потому что выбирают не оптимальный вариант.

За последние несколько десятилетий многие исследования обнаружили, что интеллект и когнитивные способности не обязательно неизбежно снижаются с возрастом, по крайней мере у большинства людей. Более того, некоторая потеря когнитивной функции, по-видимому, может быть восстановлена. Перечислим факторы, которые могут помочь сохранить когнитивную функцию.

» **Интеллектуальная практика.** Интеллектуальная практика имеет решающее значение для хотя бы поддержания, если не развития, когнитивных навыков во время старения. Метафора о том, что мозг напоминает мышцу, которую нужно упражнять, возможно, не так уж далека от истины. Способность решать проблемы лучше всего развивается, когда люди сталкиваются с регулярными, умеренно сложными интеллектуальными вызовами.

» **Хорошее здоровье и питание.** Также ясно, что хорошее здоровье и питание способствуют поддержанию интеллектуальных способностей. Высокое кровяное давление, диабет и злоупотребление психоактивными веществами убивают нейроны. Интерес представляют последние данные о том, что сами по себе физические упражнения, например бег, усиливают мозговые ритмы, связанные с концентрацией и памятью. Упражнения также могут стимулировать производство новых нейронов и удаление отходов или поврежденных нейронов в некоторых частях мозга.

» **Пищевые и другие диетические добавки.** Многие добавки, например холин (относящийся к нейромедиатору ацетилхолину), также улучшают функцию мозга, по крайней мере в краткосрочной перспективе.


ЗАПОМНИ!

Кратковременное повышение когнитивной функции может быть вызвано многими стимуляторами, например кофеином. Однако вещества, дающие кратковременное преимущества, как правило, имеют побочные эффекты, особенно при употреблении в больших дозах. По-видимому, пока еще не изобретены таблетки для интеллекта, которые были бы безопасны и эффективны. Конечно, если у вас есть определенная *нехватка* витаминов, принимая добавки для улучшения общей работы организма, вы также можете повысить когнитивные способности путем улучшения здоровья, снижения беспокойства и уменьшения дискомфорта.

Накапливающиеся удары: специфические возрастные дисфункции мозга

Старение является главным фактором риска для многих нейродегенеративных заболеваний, включая болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона

и сосудистые заболевания, которые влияют на мозг так же, как артрит влияет на суставы. Многие из этих нарушений имеют как скрытую генетическую предрасположенность, так и некоторый экологический триггер.

Болезнь Альцгеймера

Болезнь Альцгеймера обычно известна как *старческое слабоумие*. Она так часто встречается у престарелых людей и так редко у остальных, что к ней относятся как к более или менее неизбежному следствию старения. Теперь мы знаем, что болезнь Альцгеймера является специфическим заболеванием, связанным с накоплением тау-белков и внеклеточного мусора, такого как нейрофибриллярные сплетения. Вероятность случаев этого расстройства значительно возрастает при старении, но болезнь Альцгеймера — недуг не только пожилых людей. И она не является неизбежным фактором старения. Есть некоторые очень молодые ее жертвы и некоторые очень старые люди без болезни Альцгеймера.

Умирающие на начальных стадиях болезни Альцгеймера нейроны в основном являются *холинергическими* (использующими ацетилхолин в качестве нейромедиатора), но остальные нейроны тоже умирают. Особо заметна смерть нейронов в гиппокампе на ранней стадии заболевания. Поскольку эта структура жизненно важна для трансформации памяти из кратковременной в долговременную форму (см. главу 13), типичное развитие болезни Альцгеймера начинается с потери эпизодической памяти ("Я не могу вспомнить, где я положил ключи"), после чего следует потеря семантической памяти ("Я не знаю, где я нахожусь, и ничего здесь не узна*ю*"), а затем почти полная потеря когнитивной функции и в результате — смерть от массовой гибели нейронов, ухудшающей в конечном итоге функции поддержания тела.

Болезнь Паркинсона

Болезнь Паркинсона связана со смертью допаминергических клеток в конкретном ядре базального ганглия, называемом *черной субстанцией* (находящемся в самом центре мозга). Смерть этих клеток не позволяет пациенту делать произвольные движения или произвольную коррекцию во время ходьбы, например во время преодоления препятствия. Исследователи не могут пока объяснить, связано ли это заболевание с генетическим дефицитом, для развития которого просто потребовалось много времени, или с комбинацией генетической восприимчивости и экологического триггера (вы можете больше узнать о болезни Паркинсон как о болезни моторного контроля в главе 10).



В знаменитом сборнике клинических случаев начала 1980-х годов есть несколько историй о героиновых наркоманах, которые делали инъекции самодельным синтетическим героином, оказывавшим высокотоксичное влияние на черную субстанцию и вызывавшим симптомы Паркинсона у людей намного младше тех, у которых они обычно бывают.

Аутоиммунные заболевания

Считается, что ряд дегенеративных нейронных нарушений, случаи которых заметно возрастают во время старения, являются аутоиммунными нарушениями. Аутоиммунное расстройство возникает при выработке антител, атакующих ткани тела, а не внешних агрессоров. Считается, что многие аутоиммунные нарушения возникают в результате вирусных инфекций, при которых часть белкового покрытия вируса похожа на ткани тела (или эволюционировала, чтобы их имитировать).

Рассеянный склероз является одним из наиболее распространенных аутоиммунных заболеваний нервной системы. При рассеянном склерозе атакуются миелиновые оболочки, покрывающие аксоны головного и спинного мозга. Это приводит к уменьшению проводимости и в конечном итоге к неспособности проводить потенциалы действия вдоль этих аксонов при общем воспалении и рубцевании нервных путей.

Часто первым признаком заболевания бывает мышечная слабость. Она может развиваться до полного паралича и умственной недееспособности, хотя течение болезни крайне переменчиво. Рассеянный склероз не является исключительно возрастной болезнью и часто впервые появляется в молодом возрасте. Он чаще встречается у женщин, чем у мужчин.

Инсульты

Старение увеличивает риск инсультов. Инсульт — это нарушение нормального кровообращения мозга (это кровообращение обширно, потому что обменные процессы мозга составляют около 20% от метаболизма всего организма). Существует два основных типа инсультов.

» **Ишемические инсульты**, при которых закупорка сосудов вызывает прекращение питания мозга и транспортировки отходов.

» **Геморрагические инсульты**, когда кровеносные сосуды пропускают из себя кровь в мозг.

В обоих случаях в пораженной области мозга происходит временное нарушение функции, вызывающее гибель нейронов, за которым следует некоторое

восстановление благодаря пластичности и повторному обучению, часто подкрепленному специальной реабилитацией.

Многие инсульты остаются незамеченными, потому что производят мало явных симптомов. Обычная схема выглядит так, что в течение нескольких лет жертва переживает долгую серию небольших инсультов, которые медленно ухудшают функцию мозга, а затем следует обширный инсульт, который заставляет искать лечение. После этого томография мозга может обнаружить существование предыдущих незамеченных инсультов.

Опухоли

Опухоли (новообразования) появляются в мозге, как и в других частях тела. Воздействие опухолей головного мозга зависит от их местоположения и степени развития. Начальные симптомы могут варьироваться от тошноты до мышечной слабости и проблем со зрением.

Относительно распространенным типом опухолей головного мозга с особенно плохим прогнозом является *глиома*, опухоль из глиальных клеток. Глиомы редко излечимы, частично потому, что сильный гематоэнцефалический барьер изолирует мозг от иммунной системы, поэтому, даже если почти вся опухоль разрушается хирургически, с помощью химиотерапии или радиотерапии, несколько оставшихся клеток могут ее возобновить и распространить на многочисленные области мозга.

Также бывают доброкачественные опухоли головного мозга, прогноз которых значительно лучше, чем у глиомы. Обычно они лечатся хирургическим удалением, иногда сопровождающимся послеоперационной лучевой терапией или химиотерапией.

Имеются также вторичные опухоли головного мозга. Эти опухоли вторгаются в мозг в результате рака, возникшего в других органах. Механизм заключается в том, что раковые клетки первичной опухоли попадают в лимфатическую систему и кровеносные сосуды, а затем циркулируют в кровотоке, чтобы осесть в мозге. Вторичные опухоли головного мозга часто возникают в терминальных фазах пациентов с неизлечимым метастазированием раковой болезни, возникшей в любом другом месте организма. Это на самом деле является самой распространенной причиной опухолей головного мозга.



Глава 17

Нейронные дисфункции, психические болезни и препараты, влияющие на мозг

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Органические причины психических болезней

» Классификация типов психических болезней

» Фармацевтические препараты, используемые при лечении психических болезней

Многое может пойти не так с такой сложной системой, как мозг. Термин *психические болезни* является не совсем адекватным для целого спектра отклонений, включающих в себя разного рода расстройства обучения, специфические синдромы, связанные или нет с расстройством обучения (синдром Дауна или аутизм), и такие малопонятные психические дисфункции, как депрессия, биполярное и обсессивно-компульсивное расстройства. Психические болезни входят в число наиболее сложных и дорогостоящих проблем со здоровьем в США и во всем мире.

Изучение и лечение нейронных дисфункций является одной из наиболее активно развивающихся областей нейронауки. В этой главе я объясню сегодняшнюю точку зрения на причины психических нарушений, дам представление о некоторых из наиболее распространенных и разрушительных их видов и перечислю лекарства, разработанные для их лечения.

Причины и типы психических расстройств

Исследования в области психических расстройств показали, что многие из них связаны с нарушениями в нейромедиаторах, имеют генетическую основу или вызваны определенным жизненным опытом. Причинами этих нарушений или расстройств часто бывают генетика, окружающая среда или взаимодействие того и другого. Например, хорошо известно, что синдром Дауна связан с дефектом гена, а шизофрения и аутизм показывают высокую, но сложную зависимость от наследственности, поскольку могут быть вызваны как множественными генетическими отклонениями, так и влиянием окружающей среды.



ЗАПОМНИ!

Упрощенное представление о том, что отдельные генные дефекты "вызывают" отдельные генетические синдромы, уступает место более сложной идее о том, что определенные генетические вариации часто порождают восприимчивость к разного рода расстройствам обучения, синдромам и психическим нарушениям, но реальные их проявления зависят от взаимодействия с другими генами и окружающей средой, включая среду в матке. Например, экстремальный стресс у матери, меняющий циркуляцию гормонов, или употребление ею психотропных веществ, может по-разному повлиять на восприимчивость к этому двух плодов при вынашивании близнецов.

ОТ ТРЕНИНГА К ФАРМАКОЛОГИИ: СДВИГ В ЛЕЧЕНИИ

С самого начала психология и психиатрия существовали как отдельные области одной дисциплины — неврологии. Основной причиной их деления было существовавшее основное убеждение в причинности психических состояний. Например, все психоаналитические традиции, независимо от школы, считают, что терапия заключается в преодолении воздействий, связанных с каким-то опытом или психологическим настроем (например, подавленных чувств, подсознательных побуждений, забытых травм или неподходящего подкрепления, закрепившего плохое поведение), которые повлияли на в целом нормальный мозг. Чтобы преодолеть этот опыт, психотерапия стремится найти вызывающие

затруднения воспоминания или изменить поведение с помощью новых, более подходящих, схем вознаграждения (наказания).

Однако сегодняшнее понимание того, что многие психические расстройства связаны с аномалиями в нейромедиаторах, склоняет психологические подотрасли, как и области психиатрии в целом, к рассмотрению психических расстройств скорее как органических проблем мозга, которые надо лечить лекарственными препаратами. С этой точки зрения психотерапия используется для оценки эффективности и прогресса фармакологического лечения, а не как сам по себе инструмент первичного лечения. Самые сложные подходы могут использовать лекарственную терапию, чтобы создать условия для когнитивной или поведенческой терапии.

Современный акцент на медицинских причинах психических болезней не означает, что жизненный опыт, например хронический или острый стресс, не могут вызвать психическую болезнь в "нормальном" мозге. Однако часто бывает так, что жизненный опыт, вызвавший психическую болезнь, являются следствием таких органических проблем в мозге, как хронический нейромедиаторный дисбаланс или высокий уровень гормонов стресса. В настоящее время наиболее эффективный способ их лечения — использование лекарственных препаратов для снижения дисбаланса нейромедиаторов, часто в сочетании с традиционной психотерапией.

Когда-то считалась, что причины психических болезней находятся исключительно вне нашего мозга. Ранее в истории их объясняли каким-то божественным (или демоническим) вмешательством. Также в первой половине XX века шизофрения и аутизм, например, считались следствием неадекватного воспитания детей ("холодными матерями", как в случае с аутизмом). Затем лечение психических болезней сосредоточилось на изменении последствий влияния их внешних элементов.

Генетические сбои

Секвенирование генома человека (и геномов многих животных, в частности мышей) привело к огромным успехам в понимании зависимости дисфункциональных синдромов головного мозга от конкретных генетических замен, делеций или дополнений. Ниже приведен список некоторых широко известных генетических нарушений, имеющих серьезные когнитивные или неврологические последствия.

» **Синдром Дауна.** Синдром Дауна также называется *трисомией 21*, поскольку вызван присутствием дополнительной 21-й хромосомы или ее части (люди имеют 48 хромосом, пронумерованных от

1 до 48). Синдром Дауна встречается примерно в одном случае на тысячу новорожденных и чаще у детей, родившихся от более старых родителей — из-за большей статистической вероятности наличия у них конкретно этого случайного повреждения хромосомы. Синдром связан не только с умственными нарушениями в обучении (от умеренного до тяжелого), но и с осложнениями в системах разных органов, помимо мозга, сокращающих продолжительность жизни. У доживших до 50 лет больных значительно повышается риск ранней болезни Альцгеймера.

» **Синдром ломкой Х-хромосомы.** Синдром ломкой Х-хромосомы, называемый так, потому что является результатом мутации в Х-хромосоме, — наиболее распространенный вид наследственной умственной неполноценности. Он также является наиболее известным случаем аутизма, вызванного одним геном. Синдром ломкой Х-хромосомы характеризуется расстройством обучения и рядом зафиксированных физических, эмоциональных и поведенческих характеристик. Физические характеристики включают в себя удлиненное лицо, большие выступающие уши, плоские ноги и низкий мышечный тонус. Люди с ломкой Х-хромосомой проявляют социальную тревогу, включая особенную неприязнь во взгляде. Синдром ломкой хромосомы неврологически связан с пониженной функцией префронтальных областей мозга.

» **Синдром Ретта.** Синдром Ретта — это расстройство развития мозга, характеризующееся аномальной морфологией нейронов и понижением уровней нейромедиаторов норадреналина и дофамина. Физические характеристики включают в себя небольшие руки и ноги, а также склонность к микроцефалии. Поведенческие особенности состоят в повторяющихся однообразных движениях рук, плохих вербальных навыках и склонности к сколиозу. Синдром поражает почти исключительно женщин (пораженные эмбрионы мужского пола обычно гибнут в утробе).

» **Синдром Вильямса.** Синдром Вильямса является редко встречающимся нарушением нейронного развития, характеризующимся расстройством обучения, за исключением сильных языковых навыков. Люди с синдромом Вильямса, как правило, бывают очень общительными и чрезмерно дружелюбными. Они имеют "эльфийскую" внешность с низким носовым мостом. Этот синдром вызван делецией ряда генов на 7-й хромосоме.

» **Аутизм.** Аутизм — это целый спектр расстройств с множеством генетических причин и рядом характеристик у разных людей, начиная от серьезных проблем с обучением до легкой неспособности общения. Синдром Аспергера обычно включают в спектр аутизма

как одну из его форм без существенной задержки или дисфункции языкового развития. Аутисты могут иметь интеллект ниже среднего или демонстрировать необычные способности в определенных научных или художественных областях. Многие гении (люди со сверхординарными способностями к вычислениям, запоминанию или художественным навыкам) являются аутистами. В тяжелой форме аутизм является сильным нарушением, для него характерны общая неспособность участвовать в социальных взаимодействиях, повторяющееся поведение, например непрерывное раскачивание, и крайне низкие языковые способности. Хотя ясно, что аутизм имеет много генетических причин, связанных с высокой наследственностью, механизмы его влияния остаются недостаточно понятными.

Психические болезни, вызванные развитием и окружающей средой

Безусловно, психическая болезнь может появиться и в генетически нормальном мозге, пострадавшем от органического воздействия во время развития или позже. Также она может возникнуть в результате травмы или стресса, которые приводят к непрямым изменениям в мозге — хроническому стрессу или лишению сна. Известные мозговые дисфункции, вызванные окружающей средой, таковы.

» **Фетальный алкогольный синдром.** Фетальный алкогольный синдром развивается в результате повышенного употребления алкоголя женщиной во время беременности. Алкоголь проходит через плацентарный барьер и может повредить нейроны и мозговые структуры, а также привести к когнитивным и функциональным нарушениям, например дефициту внимания и памяти, импульсивному поведению и общему отставанию в росте. Фетальный алкогольный синдром является важной причиной умственной неполноценности, которая, по оценкам, составляет примерно один случай на тысячу живорожденных детей. Он связан с характерными чертами лица, включая короткий нос, тонкую верхнюю губу и эпикантус.

» **Материнский стресс.** Если женщина подвергается сильному или хроническому стрессу во время беременности, ее ребенок рождается с большой вероятностью эмоциональных или когнитивных проблем, таких как дефицит внимания, гиперактивность, беспокойство и языковое отставание. Внешняя среда эмбриона меняется, если материнский стресс меняет материнский гормональный профиль. Считается, что это происходит через гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось (ГГНО) с помощью секреции гормона стресса кортизола, который оказывает пагубное воздействие на

развивающуюся нервную систему. Совсем недавно было доказано, что эпигенетические изменения в экспрессии ДНК могут влиять на клетки зародыша и, следовательно, передаются по наследству.

» **Посттравматическое стрессовое расстройство (ПТСР).** ПТСР является тяжелым тревожным расстройством, развивающимся после психологической травмы, такой как угроза смерти на войне, или большой угрозы физической, сексуальной или психологической неприкосновенности, которая подавляет способность сопротивляться, как при сексуальном посягательстве. Травматические события вызывают гиперактивную адреналиновую реакцию, которая сохраняется после события, делая человека сверхвосприимчивым к будущим опасным ситуациям.

ПТСР характеризуется дисрегуляцией кортизола и высокой секрецией катехоламинов, как при классической реакции "бей или беги". Эти гормоны отвлекают ресурсы от таких гомеостатических механизмов, как пищеварение и иммунные реакции, на те, которые необходимы для немедленного интенсивного мышечного напряжения. Экстремальный или хронический стресс в конечном итоге может повредить мозг так же, как и тело. Некоторые данные показывают, что десенситизационная терапия, во время которой человек, страдающий ПТСР, повторно переживает стресс в контролируемой среде, может смягчить некоторые из его эффектов. Такая терапия, если она успешна, может быть первичной по отношению к общим противотревожным препаратам, которые имеют дело только с симптомами, а не причиной расстройства.

Психические болезни со смешанными компонентами генетики и развития

Наиболее распространенные и хорошо известные типы психических болезней (депрессия, шизофрения и биполярное расстройство) имеют сложные взаимоотношения между разными путями генетической восприимчивости и триггерами окружающей среды. Несмотря на приложение экстраординарных усилий, ученые до сих пор не могут понять лежащие в основе этих психических болезней нейронные механизмы. Тем не менее за последние два десятилетия был сделан значительный прогресс с помощью объединения томографии мозга, генетики и *системной нейронауки* (моделирующей мозг как динамическую сбалансированную систему), чтобы лучше понять аномалии функции нейромедиатора в пострадавшем мозге. Если исследователи смогут понять лежащие в основе этих расстройств механизмы, они смогут выработать лучший подход для их смягчения.

Чувство грусти — депрессия

Депрессия, от которой страдают почти 15% населения Земли, является самой серьезной с финансовой точки зрения формой психической болезни. Некоторые источники оценивают ежегодные прямые и косвенные расходы на нее в размерах, превышающих 50 миллиардов долларов, и это только в Соединенных Штатах Америки.

Депрессия плохо изучена, но термин, безусловно, охватывает много разных синдромов и расстройств, одни из которых могут иметь сильную генетическую основу, а другие — нет. Так, существует много примеров, когда не переживавшие когда-либо в жизни серьезной депрессии люди погружались в нее после одного травматического опыта, например смерти ребенка или супруга. Депрессия также возникает из-за постоянного низкоуровневого стресса. Кроме того, она развивается у некоторых людей и в семьях с высокой наследственной предрасположенностью в отсутствие любого идентифицируемого триггера окружающей среды.

Ниже приведены некоторые теории о депрессии и основанные ни них способы лечения.

МОНОАМИНОВАЯ ГИПОТЕЗА: НЕХВАТКА СЕРОТОНИНА

Моноаминовая гипотеза предполагает, что депрессия возникает вследствие дефицита нейромедиатора серотонина. Большинство антидепрессантов (особенно последних, например, Prozac) разработаны для повышения уровня серотонина; многие также, как правило, поднимают уровни норадреналина и дофамина.

Тем не менее люди с депрессией не показывают аномально низких уровней серотонина, и искусственное снижение этого уровня у людей без депрессии не приводит к депрессии. Таким образом, хотя повышение уровня серотонина с помощью таких препаратов, как СИОЗС (селективные ингибиторы обратного захвата серотонина, похожие на Prozac), способно смягчить симптомы депрессии у некоторых людей, совсем не ясно (и на самом деле маловероятно), что это создает нормальное состояние их мозга, восполняя нехватку собственного серотонина.

ПЕРЕДНЯЯ ПОЯСНАЯ КОРА: ОБВИНИТЕ ВО ВСЕМ ППК

Опыты по визуализации головного мозга указали на переднюю поясную кору как место, активация которого может быть причиной некоторых видов депрессий, особенно если они связаны с острой или хронической болью. ППК активируется болью, ожиданием боли и негативным опытом в целом. Уровень ее активности также больше повышен у людей, страдающих депрессией. Методы лечения для устранения чрезмерной активности ППК таковы.

- **Абляция.** В некоторых клинических испытаниях у неизлечимо больных пациентов, чтобы облегчить невыносимую боль, были удалены части ППК. Многие из этих пациентов сообщили, что продолжают ощущать физическую боль, но их ощущения уже не так тревожны, как и при приеме некоторых анальгетиков (я могу подтвердить это личным опытом, когда мне дали демерол при переломе плеча).
- **Глубокая стимуляция головного мозга (ГСГМ).** ГСГМ, частично инактивирующая ППК у пациентов с тяжелой депрессией, включает постоянно вживленный небольшой электрод в определенную область мозга и имплантированную стимулирующую электронную коробку, подобно сердечному кардиостимулятору, которая пропускает импульсы тока через электрод. Некоторые пациенты моментально испытывали облегчение боли, как только стимулирующий ток был включен.



ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Использованию ГСГМ в лечении депрессии предшествовало ее гораздо более широкое применение в лечении болезни Паркинсона. ГСГМ-стимуляция *субталамического* ядра вызывала моментальное облегчение симптомов у тысяч пациентов с болезнью Паркинсона (субталамическое ядро является частью нейронной сети в базальных ганглиях, куда входит черная субстанция — область мозга, в первую очередь страдающая от болезни Паркинсона).

ШОКОВАЯ ТЕРАПИЯ, НЕГАТИВНЫЕ ЧУВСТВА ИЛИ ЭМОЦИИ И ВОСПОМИНАНИЯ

Многие исследования показали, что люди склонны интерпретировать опыт более негативно, если они подавлены. Некоторые теории, которые по праву можно назвать *теориями нисходящей спирали,* выдвинули предположение о процессе обратной связи, в котором негативные чувства или эмоции создают негативные воспоминания, которые дальше создают негативные чувства или эмоции, которые в конце концов неизбежно приводят к депрессии.

Если это — тот путь, которым проходит депрессия, терапевтическая стратегия должна состоять в разрушении этого цикла обратной связи. Для этого были использованы два типа нейронно-модуляторной альтернативы фармакологической терапии: электросудорожная терапия (ЭСТ) и транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС).

- **Электросудорожная терапия (ЭСТ).** ЭСТ заключается в подаче электрических токов в мозг с помощью электродов, расположенных на коже головы. Задача состоит в том, чтобы вызвать быстрые судороги, которые временно прервут деятельность мозга и приведут к ретроградной амнезии. Эта потеря воспоминаний обычно охватывает несколько предыдущих месяцев, часть их восстанавливается в течение следующих дней и недель. Также может произойти

антероградная амнезия — снижение способности создавать новые долговременные воспоминания в течение нескольких недель.

ЭСТ часто использовалась во второй половине XX века в случаях непроходящей депрессии, сопряженной со значительным риском самоубийства. Она считалась относительно неинвазивной. Однако она попала в немилость по нескольким причинам: общераспространенной неприязнью к индуцированию судорог у пациентов; частым сообщениям о продолжительных когнитивных нарушениях, включая потерю памяти, но не ограничивающихся ею; тому факту, что ее последствия часто продолжались всего несколько месяцев; наличию альтернативных фармакологических методов лечения, которые продемонстрировали улучшение у некоторых пациентов.

» **Транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС).** В последнее десятилетие ТМС используют примерно так же, как и ЭСТ. ТМС заключается в создании высокочастотного импульса в магнитном поле с помощью расположенной над определенной областью мозга внешней катушки, по которой высокочастотный ток проходит несколько миллисекунд. Этот импульс магнитного поля производит токи внутри мозга под катушкой. Хотя в подробностях не ясно, как точно электрические токи влияют на нейроны мозга, ТМС на время отключает деятельность мозга в пораженной области, не вызывая приступов (хотя может вызвать судороги, особенно если стимуляция является двусторонней, т.е. затрагивает области мозга с обеих сторон одновременно).

Некоторые врачи заявили об успехе лечения депрессии с помощью ТМС. Хотя единого мнения по-прежнему нет, поскольку не было проведено крупных, надлежащим образом рандомизированных клинических испытаний, этот метод кажется гораздо более мягким, чем ЭСТ.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Первоначально ТМС была инструментом исследования, применявшимся для поиска ответа на вопрос, необходима ли для восприятия или моторного поведения обработка в определенной области мозга. Например, исследователи представляли стимулы, требовавшие от субъектов принятия решения о движении, и одновременно с этим создавали импульсы ТМС над областью обнаружения движения в зрительной коре. Если импульс ТМС уменьшал способность субъекта что-то делать, он в целом подтверждал эксперименты по визуализации мозга, которые показывали активность, связанную с выполнением этой задачи в данной области в конкретное время.

Судороги, зарождающиеся в головном мозге — эпилепсия

Эпилепсия характеризуется судорогами, которые инициируются в головном мозге. Судороги — это явления гиперсинхронной нейронной активности, при которой нормальная контролируемая функция мозга подвергается серьезной опасности. Эпилепсия имеет много причин: от генетических до отклонений в развитии, в которые может внести свой вклад окружающая среда. Варианты лечения эпилепсии таковы.

» **Фармацевтическое.** Препараты, используемые для лечения эпилепсии, называются *антиконвульсантами*; в настоящее время 20 из них утверждены FDA (Управлением по контролю за продуктами и медикаментами США). Большинство из них нацелены на увеличение передачи ГАМК (ГАМК является наиболее важным и самым быстрым ингибиторным нейромедиатором в мозге). У примерно 70% пациентов судороги сокращаются в результате приема одного и более таких препаратов — это говорит, что оставшиеся 30% эпилептиков не испытывают какого-то улучшения от любого утвержденного препарата. Большинство антиконвульсантов также имеют много побочных эффектов.

» **Хирургическое.** Хирургия является главным перспективным направлением лечения пациентов, чьи судороги нельзя контролировать лекарствами или которые не переносят их побочных действий. При хирургическом лечении эпилепсии команда врачей пытается локализовать фокус судорог — поврежденную область мозга, где приступ обычно начинается, — и удаляет его. Хирургия очень эффективна там, где фокус судорог может быть локализован и удален, но есть много случаев, когда это невозможно.

Продолжается поиск более эффективных препаратов и более эффективных визуализаций мозга для определения того, где и как возникают судороги.

Беспорядочные и психотические мысли — шизофрения

Шизофрения — это психическое расстройство, при котором мысли беспорядочны и не отражают реальность. Шизофрения связана со значительной социальной дисфункцией и неполноценностью, которая в тяжелых случаях требует госпитализации.

Симптомы шизофрении обычно проявляются в раннем зрелом возрасте и делятся на две общие категории.

» **Продуктивные (позитивные) симптомы** обозначают активное поведение или процессы, когда больной слышит голоса или пытается избежать воображаемых людей, которые его преследуют. Эти

голоса иногда заставляют пациентов совершать неподобающие действия и связаны с паранойей и бредовыми идеями.

Сканирование мозга шизофреников во время таких слуховых галлюцинаций показало активность в их слуховой коре, допустив, что некоторый внутренний источник в слуховых областях мозга генерирует активность, которую шизофреник не может отличить от реальных звуков.

» **Негативные (дефицитарные) симптомы** состоят в основном из самоизоляции и неспособности участвовать в социальном взаимодействии. Они включают низкие чувства и эмоции, потерю мотивации, социальную изоляцию, ангедонию (невозможность испытывать удовольствие) и полное безразличие к гигиене и повседневной жизненной активности. Все это часто сопровождается понижением когнитивной функции.

Хотя позитивные симптомы, во время которых пациенты проявляют бредовые идеи, представляют собой более сложную проблему для управления, негативные симптомы сильно влияют на качество жизни и менее эффективно контролируются лекарствами.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА ШИЗОФРЕНИИ

Поскольку типичный возраст начала шизофрении — ранняя зрелость, когда завершается миелинизация в лобной доле (последняя и главная стадия аксоновой миелинизации в ходе развития; см. главу 16), как правило, ее считают болезнью лобной доли, имеющей в силу наследственности сильную генетическую и, следовательно, органическую основу.

Одним из фактов, подтверждающих генетическую основу шизофрении, является то, что, если у одного из однояйцевых близнецов есть шизофрения, вероятность появления ее у другого составляет от 40 до 50%, даже когда близнецы воспитываются отдельно. Если бы причиной шизофрении были случайные воздействия окружающей среды, тогда вероятность возникновения ее у однояйцевых близнецов были бы намного меньше 1%. С другой стороны, если шизофрения является генетической по своей природе, остается непонятным, почему *скорость конкорданса* (вероятности заболевания, если им болеет близкий родственник, например однояйцевый близнец) составляет всего 50, а не 100%. Это привело некоторых ученых к постулированию необходимости учета триггера окружающей среды, действующего на генетическую предрасположенность. Ни у кого нет ни малейшего представления о том, каким может быть этот триггер.

СПОСОБЫ ЛЕЧЕНИЯ

Фармакологическое лечение шизофрении значительно улучшило жизнь некоторых больных в последние десятилетия. Особенно это касается смягчения позитивных симптомов, которые, как правило, являются наиболее трудно управляемыми. По неизвестным причинам негативные симптомы не отвечают даже на самые современные лекарства.

Большинство шизофреников лечат антипсихотическими препаратами, такими как клозапин, кветиапин, рисперидон и перфеназин. Неясно, почему некоторые из этих агентов действуют на позитивные симптомы одних пациентов лучше, чем других, и почему ни один из них не действует как-то на негативные симптомы. Проблема с данными препаратами осложняется тем, что некоторые из них имеют серьезные побочные эффекты. Интересно, что среди препаратов, облегчающих ряд симптомов, есть агенты, которые увеличивают уровень ацетилхолина в головном мозге. Никотин, содержащийся в сигаретах, является никотиновым агонистом, и курение, возможно, представляет собой форму самолечения, широко распространенную среди шизофреников.

Одержимость — ОКР

Обсессивно-компульсивное расстройство (ОКР) представляет собой тревожное расстройство, которое характеризуется навязчивыми мыслями, приводящими к повторяющемуся поведению, с целью облегчить вызванное мыслью беспокойство. Типичные симптомы включают постоянную стирку, в частности руками, повторяющуюся проверку сделанного на предмет ошибок или пропусков, ритуальное соблюдение определенных процедур, накопительство, озабоченность сексуальными или религиозными мыслями и иррациональную брезгливость, например крайнюю боязнь микробов. В исключительных случаях больной ОКР может демонстрировать параноидальные и психотические расстройства. Однако в отличие от шизофрении, больные ОКР, как правило, осознают свои навязчивые идеи и испытывают от этого подавленность. ОКР страдают примерно 2% населения.

ОКР связано с аномалией в нейромедиаторной системе серотонина и иногда успешно лечится СИОЗС (селективными ингибиторами обратного захвата серотонина). Мутации в генах, связанных с серотонином, были идентифицированы у определенных групп пациентов, страдающих ОКР, но общая сильная генетическая привязка не была идентифицирована, и в возникновении расстройства определенную роль могут играть и факторы окружающей среды.

Фармацевтика дает надежду

Мозг — это компьютер, использующий электрический ток для выполнения вычислений внутри нейронов и химические нейромедиаторы для сообщений между ними (применяемые гораздо чаще, чем электрические синапсы). Во всей синаптической щели, куда высвобождаются нейромедиаторы, может находиться множество разных типов рецепторов, предназначенных для каждого из них. Нервная система тонко балансирует между возбуждением и ингибированием на многих уровнях — от одного нейрона до всего мозга.

Почти столетняя работа нейронауки с системами (общая анатомия и электрофизиология использовались для изучения мозга как вычислительной системы) дала очень детальную картину многочисленных нейромедиаторных систем в головном мозге и сетей, в которых они используются. К ним относятся основные быстрые возбуждающие нейромедиаторы — глутамат и ацетилхолин, быстрые ингибирующие нейромедиаторы — ГАМК и глицин, а также такие многочисленные нейромодуляторы, как катехоламины и нейропептиды.

Большинство психических расстройств связаны с определенным дисбалансом нейромедиаторов, даже если дисбаланс не был исходной причиной, а лишь результатом отрицательного влияния окружающей среды. Большинство методов лечения психических расстройств (вне методов традиционной психотерапии для относительно легких психических проблем) включают лекарства, которые непосредственно или опосредованно влияют на функцию одной и более нейромедиаторных систем. Большинство этих препаратов и добавок действуют путем имитации нейромедиаторов. В следующих разделах я объясню, как работают эти лекарства.

Типичные и атипичные антипсихотические лекарственные препараты

Наиболее эффективными препаратами при лечении шизофрении являются антипсихотические, которые уменьшают позитивные симптомы (мало лекарств уменьшают негативные симптомы). Антипсихотики обычно подавляют дофамин, а иногда и активность серотонинового рецептора.

Первоначально предполагалось, что шизофрения вызвана чрезмерной активацией конкретного типа рецептора дофамина D2. Препараты, блокирующие функцию дофамина D2, уменьшали психотические симптомы, тогда как амфетамины, которые вызывают высвобождение дофамина, ухудшали их. Это привело к использованию так называемых *типичных антипсихотиков*, включающих хлорпромазин, галоперидол и трифлуоперазин.

Однако несколько новых антипсихотических препаратов, называемых *атипичными антипсихотиками*, которые не нацелены на дофаминовый D2-рецептор, также эффективны. Помимо этого, данные агенты улучшают функцию серотонина с гораздо меньшим блокирующим дофамин действием. Атипичные препараты включают клозапин, кветиапин, рисперидон и перфеназин.

В последнее время наблюдается интерес к тому, связано ли аномально низкое число рецепторов глутамата NMDA с шизофренией (посмертное изучение мозга больных с диагнозом шизофрении показало меньшее количество таких рецепторов, чем в нормальном мозге). NMDA-рецептор-блокирующие препараты, такие как фенциклидин и кетамин, как выяснилось, имитируют симптомы шизофрении (галлюциноген ЛСД по воздействию сходен с кетамином). Кетамин также имел определенный успех в лечении биполярного расстройства.

Препараты, влияющие на рецепторы ГАМК

Когда активность нейронов является чрезмерной (как при эпилепсии, шизофрении и депрессии), могут быть эффективны стратегии лечения, целью которых является либо уменьшение возбуждения, либо увеличение ингибирования в мозге.

Для эпилепсии стратегия заключается в увеличении ингибирования нейронной активности, и эти попытки предпринимаются с помощью лекарств, называемых *антиконвульсантами*, большинство из которых направлены на увеличение передачи ГАМК (ГАМК является основным ингибирующим нейромедиатором в мозге). В настоящее время 20 антиконвульсантов одобрены FDA. Самые известные из них включают такие препараты (торговые названия в скобках): фенитоин (Дилантин), карбамазепин (Тегретол) и клоназепам (Клонопин).

Препараты, влияющие на серотонин

Селективные ингибиторы обратного захвата серотонина (СИОЗС) — относительно недавно обнаруженный класс лекарств, используемых для лечения депрессии и тревожных расстройств. Они работают, как понятно из названия, путем ингибирования или замедления обратного захвата серотонина пресинаптической терминалью так, чтобы концентрация серотонина оставалась выше в синаптической щели, дольше активируя постсинаптические рецепторы. Увеличение серотонина, высвобождаемого естественным образом, по-видимому, дает лучшие результаты, чем систематическое увеличение его концентрации.

Некоторые используемые в настоящее время средства для усиления серотонина таковы (торговые названия в скобках): флуоксетин (Prozac), пароксетин (Paxil) и сертралин (Zoloft).

Препараты, влияющие на дофамин

Дофамин представляет собой нейромедиатор катехоламина, который имеет пять известных рецепторных типов (D1, D2, D3, D4 и D5). Дофамин вырабатывается в черной субстанции и вентральной области покрышки.

Попытки вводить дофамин, чтобы компенсировать его потерю в черной субстанции, как при болезни Паркинсона, потерпели неудачу, потому что введенный в кровоток дофамин не пересекает гематоэнцефалический барьер. Однако его предшественник на пути синтеза в клетках, левадопа, пересекает. Этот препарат может смягчить симптомы болезни Паркинсона на несколько лет, но в конечном итоге тоже становится неэффективным. Кроме того, во время курса лечения у пациентов могут развиться синдромы утраты моторного контроля, называемые *дискинезии*. Неэффективность, вероятно, связана с потерей рецепторов дофамина или смертью клеток, обычно активируемых дофамином.

Дофамин также является усилителем нейромедиаторной системы вознаграждения в мозге. Он высвобождается в префронтальной коре в ответ на пищу, секс и нейтральные стимулы, с которыми связаны стимулы удовольствия. Наркотики, такие как кокаин, никотин и амфетамины, приводят к увеличению дофамина в путях вознаграждения мозга и могут захватить и подавить природные системы вознаграждения, что приводит к наркомании.

Многие противотревожные препараты нацелены на дофаминовые рецепторы, особенно на D2-рецептор, как обсуждалось ранее.

Некоторые природные психоактивные субстанции

Природные психоактивные субстанции использовались в религиозных ритуалах и шаманами в течение тысяч лет. Они включают в себя многочисленные биохимические вещества, которые могут активировать рецепторы серотонина и дофамина и в достаточно больших дозах порождают эйфорию и галлюцинации. Известные примеры включают пейот (мескалин) и псилоцибин. Псилоцибин часто упоминается как производящий эффекты, подобные религиозным переживаниям, и на самом деле редко используется как наркотик, вызывающий привыкание. Встречающиеся в природе холинергические антагонисты из таких растений, как смертельный паслен и мандрагора, являются галлюциногенами.

Каннабиноиды, обнаруженные в марихуане, активируют рецепторы, называемые CB1 и CB2, которые контролируют головные боли и иммунную

систему. Не так давно популярными стали разные наркотики, называемые *спайсами*. Это название относится к ряду растительных смесей и синтетических веществ, обычно действующих на каннабиноидные и другие нейромедиаторные рецепторы, на которые действуют наркотики, вызывающие привыкание. Было разработано много рецептов спайсов, чтобы обойти законы о наркотиках, запрещающие использование определенных известных, вызывающих привыкание веществ, и сделать ингредиенты спайсов с небольшим химическим отличием. Однако они оказались очень опасными, причем некоторые из них чрезвычайно токсичны. MDMA, известный как экстази или "Молли", является психоактивным препаратом со свойствами стимулятора, подобными амфетамину и галлюциногенному мескалину.

5

Великолепные десятки

В ЭТОЙ ЧАСТИ...

» Десять важнейших структур человеческого мозга, делающих его таким, каков он есть

» Десять уловок нейронов, позволяющих им делать то, что они делают

» Удивительные факты о мозге, включая мифы, в которые все верят

» Перспективы лечения мозга и психических расстройств в будущем, включая возможность электронного усиления когнитивных способностей



Глава 18

Десять (или около того) важнейших структур мозга

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Области, контролирующие движение

» Области, опосредующие сознание и мысли

» Области, обрабатывающие сигналы из органов чувств

Мозг состоит из ряда отдельных функциональных областей. Некоторые из них отличаются анатомически; некоторые функции распределяются на многие области и не локализованы. Когда отдельные области мозга отвечают за конкретные функции, повреждение этих областей, как правило, ведет к серьезной потере этих функций. Перечисленные мной в этой главе области известны своим значением конкретно для когнитивной функции и являются предметом многочисленных современных исследований и особенно подвержены влиянию таких серьезных мозговых нарушений, как болезни Альцгеймера и Паркинсона.

Список из десяти областей мозга является лишь малой частью сотен упомянутых структур центральной нервной системы и путей аксонов. Хотя, пожалуй, вы сможете выдавать себя за нейрохирурга, если запомните хотя бы эти десять. Итак, вот они — десять (ну, строго говоря, одиннадцать) областей мозга, которые часто мелькают в новостях (только, пожалуйста, не пытайтесь сами проводить нейрохирургические операции).

Неокортекс

Если вы посмотрите на мозг человека, бóльшая часть того, что вы увидите, будет неокортексом. Эта отличительная особенность млекопитающих затмевает собой весь остальной мозг, почти полностью его покрывает и окружает. Неокортекс обладает двумя свойствами, отличающими его от остального мозга.

- Он огромен и содержит наибольшее, по сравнению с остальным мозгом, количество нейронов, за исключением, возможно, мозжечка.
- В своей структуре он удивительно единообразен и на всем своем протяжении состоит из тех же шести слоев, с теми же типами нейронов и сетями.

Неокортекс находится на вершине иерархии обработки всех чувств, а также контроля за поведением. Чтобы больше узнать о роли неокортекса в поведении, вернитесь к главам 13 и 14.

Таламус: ворота в неокортекс

Таламус — это ворота в неокортекс. В каждом из полушарий головного мозга таламус расположен очень близко к центру мозга, передавая информацию в различные области неокортекса и обратно. Таламус похож на центр машинного колеса, который является концентратором и дистрибьютором всех сил.



Обонятельная система — единственная сенсорная система, в которой есть проекция из периферии (обонятельной луковицы) непосредственно в неокортекс. Все остальные органы чувств включают определенную периферийную обработку, за которой следует проекция в конкретную область таламуса, который затем проецирует в первичную область неокортекса, предназначенную для этого органа чувств. Но даже в обонятельной системе неокортекс (орбитофронтальная кора) проецируется в обонятельную область таламуса, которая проецируется обратно в орбитофронтальную кору.

Поскольку таламус получает входы от всех органов чувств, от системы моторного контроля и ретикулярной формации (отвечающей за осторожность и внимание), он похож на дирижера оркестра, определяющего, когда вступать каждому инструменту.

Таламус особенно важен для быстрой и эффективной связи лобных долей с теменной, затылочной и височной долями. Информация между данными областями, имеющими отношение к вниманию, осознанию и сознанию, переносится туда и обратно.

Поскольку таламус играет центральную роль в чувствах, вы можете найти много информации о нем в главах части 2.

Подушка таламуса

Поиск областей мозга, контролирующих многие другие области, часто приводит нейроученых к *подушке таламуса*, ядру в самой постериальной его части. Это ядро, имеющее широко разветвленные связи со всем неокортексом, участвует во внимании, особенно в зрительном, и в движении глаз. Как представляется, подушка таламуса объединяет зрение и слежение за целью, например связывает соответствующие визуальные стимулы с конкретно контекстными двигательными реакциями и одновременно управляет визуальной обработкой, чтобы игнорировать неважные зрительные стимулы. Более подробно о подушке таламуса читайте в главе 13.

Мозжечок

Мозжечок является одной из старейших частей мозга позвоночных. Также он состоит из наибольшего количества нейронов, которое, по некоторым оценкам, превышает их количество во всем остальном мозге, включая неокортекс.

Функция мозжечка заключается в модуляции и координации моторного поведения. Он выполняет эту задачу, обнаруживая несоответствия между тем, что "запрограммировано" лобными долями для определенного движения, и тем, что реально выполняется (например, когда вы пытаетесь сделать обычный шаг и попадаете в ямку). Также мозжечок ответственен за обучение и обеспечение быстрой последовательности движений. Например, когда вы только учитесь ездить на велосипеде, вы должны думать обо всем, что делаете, но после того, как уже научились, не обращаете внимание на детали, так как процесс стал запрограммированным в вашем мозжечке.

Также мозжечок участвует в когнитивной функции, позволяя нам думать о людях, предметах или о нас самих в понятиях движения. Например, когда вы играете в шахматы, вы должны представлять, как согласно правилам могут ходить фигуры и с какими фигурами противника они будут взаимодействовать, когда так пойдут. Во время такого мышления активируется мозжечок.

Исходя из всей этой информации, вы можете решить, что повреждение мозжечка приведет к серьезной дисфункции или даже к смерти. Тем не менее основной эффект повреждения мозжечка — это неуклюжесть. На самом деле существует несколько подробно описанных случаев, когда рожденные без мозжечка люди вели почти полностью нормальный образ жизни.

Прочитайте больше о мозжечке и его роли в движении в главах с 8 по 10.

Гиппокамп

Гиппокамп является частью мозга, которая образует память. Эта структура получает входы из всего неокортекса и делает проекции обратно в те же области.

Тем не менее хранение в гиппокампе является временным. Гиппокамп может воспроизвести последовательность событий в контексте и активировать кортикальные области, которые были активированы самим событием. Это воспроизведение происходит обычно во время сна, особенно во время REM-сна. Результатом воспроизведения является то, что воспоминания, которые были сохранены на короткое время в гиппокампе, отправляются на длительное хранение в неокортикальные области, которые были активированы во время первоначального эпизода.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Гиппокамп возник до неокортекса, позволив более ранним, чем млекопитающие, позвоночным, например ящерицам и птицам, учиться на опыте. Продолжавшееся развитие гиппокампа и его участие в сложном, связанном с обучением поведении, возможно, стимулировало дальнейшее развитие неокортекса.

Вы можете больше узнать о гиппокампе и его участии в памяти и интеллекте из глав 12, 13 и 15.

Области Вернике и Брока

Области Вернике и Брока — две области, играющие важную роль в языке. Область Вернике, находящаяся на границе между верхней височной и теменной долями, функционирует как слуховая ассоциативная область высшего порядка.

Область Вернике участвует в обработке речи. Для этого она должна взаимодействовать с другими областями мозга, которые хранят информацию об объектах (семантическими сетями), особенно в височной доле. Область Вернике

также помогает извлекать смысл из грамматических предложений. Выполняя эту задачу, она также взаимодействует с другими областями мозга, включая область Брока в лобной доле.

Выполняемые областью Вернике языковые функции, как правило, находятся в левой части мозга у 95% праворуких и у большинства леворуких. Повреждение области Вернике приводит к снижению способности осмысливать и производить осмысленную речь. Соответствующая ей область с правой стороны мозга обрабатывает интонации голоса, улавливая иронию, юмор и другие аспекты просодии.

Область Брока расположена в лобной доле (приблизительно в зоне Бродмана 40), прямо антериально перед областями первичной моторной коры, отвечающими за управление языком, губами и другими речевыми артикуляторами. Повреждение области Брока приводит к трудностям с речью. Тяжелое повреждение области Брока может также снизить понимание некоторых аспектов речи.


ЗАПОМНИ!

Идентификация областей Брока и Вернике в конце 1800-х годов стала одним из первых случаев однозначной локализации конкретных функций в мозге. Более того, обе эти локализации показали, что левая и правая части мозга являются не функционально зеркальными отражениями друг друга, а частью модели специализации полушарий, при которой левая половина мозга занята в основном языковой обработкой, а правая — возможностями пространственной манипуляции.

Чтобы узнать больше об этих областях, читайте главу 13.

Веретенообразная лицевая область

Веретенообразная лицевая область представляет собой медиальную височную долю, которая отвечает за нашу способность распознавать лица. Также она может отвечать за нашу способность распознавать цель в некоторых видах поведения.

Вот как это работает: визуальные стимулы обрабатываются в коре в серии этапов, во время которых нейроны становятся все более избирательными в отношении характеристик стимула, но менее избирательными в отношении его положения.

В определенный момент последовательность обработки разбивается на два потока, называемых потоки "*что*" и "*где*" (или "*как*"). Поток "где" переходит в теменную долю и включает использование зрения, чтобы

манипулировать объектами и двигаться в пространстве. Поток "что" распадается на каскады, проходящие через несколько областей нижней височной доли, где находятся нейроны, очень избирательные в отношении сложных форм, таких, как эллипсы и звезды. Сложность отбираемых форм все увеличивается по мере прохождения по нижней височной доле, пока поток не достигнет антериального края.

В конце потока вентральной визуальной обработки расположена веретенообразная лицевая область. Здесь находятся клетки, избирательно реагирующие на лица, руки и другие биологически значимые стимулы.

Есть несколько подробно описанных опытов с пациентами с повреждением этой области. Если повреждение находится исключительно в правой части, пациенты теряют способность распознавать лица, даже свое собственное, хотя могут распознавать другие выглядящие одинаково объекты, например автомобили или животных.

За дополнительной информацией о веретенообразной лицевой области обратитесь к главам 5 и 13.

Миндалина

Есть много функциональных сходств между миндалиной и гиппокампом. Но если гиппокамп широко связан с большей частью неокортекса, то миндалина имеет обширные связи с низкоуровневыми сенсорными системами через таламус и часть префронтальной коры, которая называется вентромедиальной (или орбитофронтальной) корой. Также у миндалины есть связи непосредственно с гиппокампом, который находится прямо постериально по отношению к ней.

Миндалина функционирует как система памяти для эмоционально значимых событий. Однако в отличие от гиппокампа, работающего с неокортексом, чтобы воспроизвести корковую репрезентацию какого-то осознаваемого нами событии, миндалина производит бессознательные вегетативные реакции страха, отвращения или предчувствия на важные стимулы. В целом функция миндалины состоит в том, чтобы способствовать рефлексу избегания ситуаций и событий, похожих на те, которые в прошлом вызывали или почти вызывали боль. Эта система работает с системой инстинктов, которая есть у всех млекопитающих и которая порождает страх при виде змей, пауков, крови и выражений боли или страха на лицах других людей.

Имеются подробно описанные случаи повреждения миндалины, в результате которых люди безразлично относились к страданиям других, включая

экстремальные случаи, когда они причиняли другим страдания без угрызений совести или эмпатии.

Мы подробно рассматривали миндалину в главах 7 и 14.

Латеральная префронтальная кора

Рабочая память — это репрезентация в нашем уме того, что важно в текущей ситуации. Основной областью мозга, отвечающей за рабочую память, является латеральная префронтальная кора. Эта область неокортекса получает входы из остального неокортекса, таламуса и гиппокампа и делает обратные связи во многие из этих областей. Мало что известно о функциональных подразделениях внутри этой большой области префронтальной коры, которая тем не менее существенно важна для абстрактного мышления.

Латеральная префронтальная кора является местом, где находится рациональное мышление, и той частью мозга, которая больше всего освобождает нас от чисто инстинктивного поведения. Позволяя представлять вещи, которые в реальности не находятся сейчас перед нами, она позволяет планировать и добиваться сложных целей. Также латеральная префронтальная кора необходима для *эпизодической памяти*, памяти конкретного события в контексте ситуации вокруг этого события, в отличие от памяти о фактах или общих ассоциациях.

Повреждение латеральной префронтальной коры ухудшает способность действовать в текущих обстоятельствах и менять цели или подцели в ответ на реальные непредвиденные обстоятельства. Поведение при повреждении латеральной префронтальной коры становится стереотипным и более зависящим от стимулов.

Я рассматриваю латеральную префронтальную кору в главе 14.

Черная субстанция (базальные ганглии)

Базальные ганглии представляют собой сложный, взаимосвязанный набор подкорковых ядер, контролирующих поведение на уровне ниже неокортекса. Черная субстанция выполняет важную модулирующую роль в этой системе.

Одна из причин, по которой базальные ганглии стали относительно хорошо известными, — это болезнь Паркинсона, вызванная дегенерацией нейронов, продуцирующих дофамин в черной субстанции.

Чтобы узнать больше о базальных ганглиях и их роли в движении, перейдите к главе 10.

Передняя поясная кора

В своем знаменитом трактате о человеке Декарт поместил душу в шишковидную железу, так как она является единственной сингулярной структурой мозга, в отличие от двойственных, симметрично расположенных в левой и правой частях структур. Если бы мне пришлось сделать подобное допущение о местонахождении души, то, преодолев соблазн выбрать подушку таламуса, скорее всего, я остановился бы на передней поясной коре (ППК).

Передняя поясная кора — это антериальная часть поясной извилины, расположенная прямо над мозолистым телом и под неокортексом. Она не относится к неокортексу, это *мезокортекс*, более ранний тип коры, развивавшийся поверх иерархии лимбической системы.

Передняя поясная кора играет особую роль, поскольку, по-видимому, контролирует нейронную обработку во всем неокортексе, распределяя ее потоки в соответствии с требованиями задач. Она также связана с субъективным опытом, имеющим отношение к сознанию, особенно к осознанию боли. Передняя поясная кора активируется болью и даже ее предчувствием. Электрическая стимуляция ППК может устранить восприятие боли без удаления ощущения болезненного стимула.

Также ППК активируется, когда вы решаете трудные задачи, особенно когда делаете ошибки. Эта активация является частью роли ППК в распределении нейронной обработки по всему неокортексу в соответствии с требованием задач. Выполняя эту функцию, она широко использует связи с латеральной префронтальной корой. В этом отношении латеральную префронтальную кору можно представить как хранилище содержания мысли, а ППК — как выбор этого содержания.



Глава 19

Десять уловок нейронов, позволяющих им делать то, что они делают

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Преодоление ограничений, связанных с размером и расстояниями

» Тонкая обработка

» Изобретение уникальной для позвоночных стратегии развития

Нейроны — это клетки. Поэтому они состоят из компонентов, общих для всех животных клеток, таких как, например, ядра и аппарата Гольджи. Однако нейроны имеют и другие, уникальные или по крайней мере не характерные для других клеток черты. Они обладают этими уникальными чертами, потому что специализируются на обработке и передаче информации. Эта специализация возникла для того, чтобы позволить организмам увеличить свои шансы на выживание и перемещаться в пределах своего окружения, реагируя на такие стимулы, как пища, токсины, температура и хищники.

По сравнению с любыми другими клетками нейроны настолько специализированы, что изучение их самих и их организации представляет задачу многих школ нейронауки. Если вы будете проходить собеседование при приеме на работу в нейронаучную лабораторию, произведете впечатление на главу лаборатории своими знаниями о десяти характеристиках нейронных клеток, о которых я здесь расскажу.

Преодоление нейронами ограниченного размера

Исполняя роль информационных процессоров, нейроны получают информацию от других нейронов, производят ее обработку и отправляют результаты своих вычислений другим нейронам.

Нейроны получают информацию через синапсы. Большинство из них делают синапсы на теле своих клеток, и первые нейроны, вероятно, ограничивались именно этим. Несмотря на то что синапсы имеют минимальный размер, клетка нормального размера на своем теле может поместить максимум несколько сот синапсов.

Чтобы иметь больше синапсов, можно увеличить клеточное тело, но это обходится слишком дорого (кубическое изменение объема, переведенное в квадратное изменение площади). Нейроны решили эту проблему, вытянув похожие на цилиндры отростки, называемые *дендритами*, так что линейное увеличение длины и объема привело к квадратному увеличению площади. Дендриты позволяют нейронам получать десятки тысяч синапсов.

Каждый нейрон — чрезвычайно сложное вычислительное устройство. Здесь очень кратко представлены ключевые моменты, которые необходимо знать о синапсах и дендритах.

» **Синапсы бывают либо электрические, либо химические.** Электрические синапсы простые и быстрые, но неэффективные и негибкие. Химические синапсы более мощные и гибкие, но более медленные, чем электрические. Подробнее о том, как работают электрические и химические синапсы, и об их взаимодействии читайте в главе 3.

» **Дендритное дерево — место для синапсов, являющихся входом в нейрон.** Однако дендритные деревья делают гораздо больше, чем просто обеспечивают пространство для синапсов. Они также позволяют синапсам, находящимся рядом друг с другом, нелинейно взаимодействовать. Приближенные к телу клетки синапсы оказывают больше влияния на распределение тока по ее телу, чем синапсы,

находящиеся на расстоянии. Разветвляющаяся структура дендритов также важна, поскольку предоставляет множество вычислительных субъединиц на более низком уровне, чем уровень самого нейрона, тем самым позволяя взаимодействовать десяткам тысяч изменяющихся во времени пресинаптическим входам динамически сложными путями, чтобы произвести конечный выход.

Достижение наибольшей отдачи с помощью дендритных шипов

Нейронные дендриты — это не просто гладкие цилиндрические поверхности между отдельными точками ветви. Они покрыты небольшими грибовидными отростками, называемыми *шипами*. Шипы являются основными местами синаптического входа в дендриты, в частности возбуждающего входа.

Вот интересная вещь о шипах: они могут появляться, исчезать и динамически менять свою форму в зависимости от активности как в пресинаптическом, так и постсинаптическом нейроне. Другими словами, изменение шипами своей формы является механизмом динамического изменения силы синапсов, лежащих в основе обучения и пластичности в нервной системе.

На форму шипов влияют как минимум два механизма, связанных с синаптической эффективностью.

» Длина и диаметр шейки шипа влияют на количество выходящего из головки шипа тока, который достигает основного дендритного ствола.

» Объем шипа, по-видимому, влияет на изменение концентрации ионов, связанное с синаптическим током, так что небольшие его объемы могут вызывать локально высокие концентрации ионов, например кальция, который опосредует изменения в пластичности.

Лиганд-зависимые рецепторы, позволяющие нейронам сообщаться химически

Лиганд-зависимые рецепторы представляют собой белковые комплексы на постсинаптической стороне синапсов. Они соединяют внешний и внутренний мир нейрона, позволяя ионам перемещаться по каналам в мембране. Рецептор является избирательным к конкретным типам сообщений от других нейронов, основанным на их аффинности к нейромедиаторам, выделенным



пресинаптическим нейроном. Ионный канал, открытый, когда рецептор связывает нейромедиатор, представляет собой месседж (послание сообщение), передаваемый остальной части клетки в виде синаптического входного тока.

Лиганд-зависимые ионные каналы, известные как *ионотропные* рецепторы, отличаются от другого типа рецепторов, называемого *метаботропными* рецепторами. Метаботропный рецептор, как и ионотропный, функционирует в месте связывания лиганда на внешней поверхности мембраны, но не имеет канала в своем рецепторном комплексе. Вместо этого связывание лиганда вызывает высвобождение внутриклеточного мессенджера, который был привязан к внутренней стороне комплекса и активирует (обычно открывая) канал где-то еще на мембране (обычно рядом).

Лиганд-зависимые ионотропные каналы обычно опосредуют быструю синаптическую передачу, лежащую в основе поведения. Метаботропные рецепторы обычно являются более медленными и опосредуют модуляторные или гомеостатические реакции, хотя есть несколько случаев быстрых метаботропных рецепторных каналов. Они позволяют одному нейромедиатору оказывать разные эффекты в разных постсинаптических нейронах.

Специализация на разных органах чувств

В ходе эволюции в многоклеточные формы жизни нейроны стали специализироваться на восприятии аспектов окружающей среды. Эта специализация стала результатом развития специализированных мембранных рецепторов или внутриклеточных органелл в отдельных клетках. Нейронные сенсорные рецепторы являются клеточными преобразователями, которые реагируют на энергию, силу или субстанцию во внешней или внутренней среде и конвертируют обнаружение в электрическую активность, часто посредством модуляции высвобождения нейромедиатора.

Вот некоторые примеры.

- Фоторецепторы в глазах позвоночных имеют структуры, произошедшие от ресничек, которые захватывают фотоны света. Захват этих фотонов запускает каскад выработки внутриклеточного G-белка, который закрывает натриевые ионные каналы, гиперполяризует клетку и снижает высвобождение фоторецепторного нейромедиатора глутамата.
- Слуховые волосковые клетки в ухе также имеют реснички, которые, сгибаясь, открывают ионные каналы, деполяризующие клетку и вызывающие потенциалы действия в слуховом нерве.

Вычисления с помощью токов в ионных каналах

Нейронные мембраны, как и большинство живых клеток, практически проницаемы к потоку воды и большинства ионов. Тем не менее нейронные мембраны отличаются от мембран других клеток тем, что имеют много разных ионных каналов, которые могут быть активированы посредством лигандов или напряжения.

Когда ионные каналы открыты и пропускают ионы натрия, нейрон возбуждается. Он ингибируется, если открыты каналы для калия или хлоридов. В своих мембранах нейроны имеют тысячи ионных каналов разных типов, открывающихся в сложных, меняющихся во времени комбинациях.

Нейрон вычисляет взаимодействие всех ионных потоков во всех своих каналах. Для того чтобы происходило это вычисление, определенное количество возбуждающих входов должны быть одновременно активными, а определенное количество ингибирующих входов не должны быть активными. Учитывая, что количество разных входов в нейрон достигает 10 000, количество уникальных комбинаций, которые он может различать, составляет астрономическое число. Структура дендритного дерева нейрона очень важна в этом вычислении. Исследователи знают, что количество тока, достигающего тела клетки, когда он проходит через дистальные синапсы, меньше, чем когда ток проходит через проксимальные синапсы, кроме того, дистальный ток движется медленнее. На многочисленных ветвях разросшегося дендритного дерева гораздо больше мест для дистальных синапсов, чем для проксимальных, что частично компенсирует снижение магнитуды тока, идущего от отдельных дистальных синапсов. Однако это не компенсирует более длительного времени прохождения дистального синапса, в отличие от проксимального. Из-за этого входы в нейроны через проксимальные синапсы, как правило, доминируют в постсинаптической быстрой активности нейрона, тогда как дистальные синапсы в первую очередь являются модулирующими.

Сохранение сильного сигнала на большие расстояния

Самые удаленные дендриты на нейронном дендритном дереве редко отдаляются от клеточного тела на расстояние, превышающее несколько сот микрометров. Происходящие на таком удалении синаптические входы, достигая

тела клетки, сильно ослабляются тем, что называется *электротоническим* распространением по мембране. Но даже если такое ослабление существенно, достаточное количество синапсов, включая самые отдаленные дендриты, приводит к эффективному входу в тело клетки.

Однако с аксонами совершенно другая история. У большинства нейронов есть только один аксон, и этот аксон может путешествовать на расстояние метра по всему вашему телу, а затем ответвляться на сотни или тысячи терминалей аксона.

Единственным важнейшим изобретением нервной системы является потенциал действия. Потенциал действия использует переходные, потенциал-зависимые натриевые каналы в мембране аксона, чтобы создавать импульс напряжения, который, вызывая цепную реакцию у соседних клеток, может посылать сигнал без ослабления в самые отдаленные синапсы. Каждый импульс потенциала действия идентичен себе, и его форма по сути не меняется от начала аксона до его терминаля.

Аксон: отправка сигналов из головы к пальцу ноги

Аксон — это устройство, с помощью которого нейрон посылает сигналы в мышцы, железы или другим нейронам. Аксоны представляют собой подобные кабелям структуры, имеющие две функции: сообщать потенциалы действия от тела клетки к терминалям аксона, а на терминале аксона высвобождать нейромедиатор, который связывается с мембранным рецептором на постсинаптической клетке и открывает возбуждающий или ингибирующий ионный канал.

Чтобы достичь своих постсинаптических целей, аксонам удается расти на большие расстояния (метра или более) и находить эти цели. Аксоны не только растут на большие расстояния, но также способны находить много целей во многих областях мозга, а в каждой целевой зоне разрастаться в соответствующее количество терминалей аксонов и контактировать в правильных дендритных местах с нужными клетками.

Отправка сообщения из вашей головы к пальцу ноги задействует связь между двумя аксонами. Верхний мотонейрон в вашей первичной моторной коре посылает свой аксон вниз по спинному мозгу, чтобы сделать синапс на нижнем мотонейроне, который управляет мышцей вашего пальца. Этот мотонейрон в спинном мозге посылает свой аксон вниз по вашей ноге и ступне к вашему пальцу. Всю длину вашего тела пересекают всего две клетки.

Ускорение процессов с помощью миелинизации

Аксоны — это удивительные устройства для передачи потенциалов действия из тела клетки в терминаль, которая может находиться на расстоянии более метра. Скорость перемещения потенциала действия примерно пропорциональна диаметру аксона. Аксоны легко могут проводить потенциалы действия со скоростью в несколько метров в секунду; аксоны большего калибра могут проводить потенциалы действия и гораздо быстрее.

Удлинение аксонов для более быстрой проводимости хорошо работает у беспозвоночных, имеющих относительно небольшое число нейронов. Естественный отбор создал отдельные очень крупнокалиберные аксоны у некоторых беспозвоночных, когда требовалась большая скорость. Самый известный пример — гигантский аксон кальмара, который может достигать целого миллиметра в диаметре, так что его можно увидеть невооруженным глазом! Гигантский аксон у кальмара опосредует спасательный рефлекс, активируя сифонную струю.


ТЕХНИЧЕСКИЕ ПОДРОБНОСТИ

Этот гигантский аксон у кальмаров настолько велик, что первые электрофизиологи использовали кальмаров в своих опытах по изучению потенциала действия.

Но у позвоночных с сотнями миллионов или миллиардами клеток в нервной системе аксоны миллиметрового диаметра не будут работать. Решение? Миелинизация, которая позволяет аксонам малого калибра передавать потенциалы действия очень быстро.

При миелинизации специальные глиальные клетки многократно обертывают почти весь аксон, оставляя промежутки с регулярными интервалами. Эти интервалы называются *перехватами Ранвье*, где сконцентрированы все потенциал-зависимые натриевые каналы.

Миелинизированные аксоны проводят аксонные потенциалы таким образом, что потенциалы действия прыгают от одного перехвата Ранвье к следующему. Этот процесс позволяет аксонам диаметром лишь в несколько микрометров проводить потенциалы действия со скоростью до 100 м/с.

Нейронный гомеостаз

Полное генетическое кодирование, охватывающее всю внутреннюю структуру нервной системы, возможно для беспозвоночных животных, имеющих

несколько сотен или тысяч нейронов. Фактически у многих беспозвоночных каждый нейрон и большинство синапсов генетически определены и идентичны. Но у позвоночных, которые имеют миллионы или миллиарды нейронов, такая схема развития не представляется возможной из-за необходимости кодирования около 20 000 генов.

Поэтому нервная система позвоночных развивается с помощью процесса, который определяет общие правила соединения, но позволяет стимулам из окружающей среды и случайным событиям в развивающейся нервной системе конкурировать за синапсы. Другими словами, важные аспекты синаптического и нейронного соответствия локально определяются в рамках проекта генной архитектуры. Это, безусловно, ценная системная конструкция, которая строит себя сама.

Одним из принципов, позволяющих этой системе работать, является гомеостаз, в котором каждый нейрон для выживания поддерживает определенный баланс возбуждающих и ингибирующих входов и минимальное количество активных синапсов выхода; в противном случае он умрет. Конкуренция за ограниченное количество входных синапсов является механизмом, который заставляет нейроны в данной области реагировать на различные комбинации входов, включая новые, которые приобретаются во время обучения.

Некоторые нейроученые предположили, что со временем нейроны активно стремятся к вариативности в своих реакциях. Это может привести к более надежным нейронным цепям, которые могут переносить вариации в их входах, появляющихся, например при засорении шумом нейронных сенсорах. Анализ нейронного шума — это развивающаяся область в системах нейронауки.

Изменение веса синапсов при адаптации и обучении

Усилия по обнаружению принципов обучения и запоминания обычно назывались *поисками инграммы* — следов в мозге, образующих память. Подавляющее количество данных теперь свидетельствует о том, что обучение в нервной системе происходит благодаря тому, что нейроны изменяют силу синапсов между ними. Эта синаптическая модификация позволяет небольшим нейронным сетям становиться высокоселективными в отношении выученных стимулов.

Обучение — это менее экстремальная версия изменений в нейронных цепях, чем происходящая во время эмбрионального и раннего постнатального развития. В период развития огромное количество синапсов и нейронов

формируют синаптические связи и конкурируют между собой за них. Неподходящие синапсы обрезаются, и нейроны, прошедшие синаптический прунинг с недостаточным количеством соединений, полностью отмирают.

Эта ситуация является основой для многих критических периодов развития, в которых определенные виды опыта, например полезный зрительный выход из обоих глаз, необходим для формирования отдельных кортикальных связей. После критического периода выигравшие синапсы и сети стабилизируются, а последующий опыт не может производить крупномасштабную нейронную перепроводку.

После окончания развития синапсы в нескольких избранных областях мозга по-прежнему податливы, однако не везде, и вызванная отсутствием соответствующих синапсов смерть нейронов либо прекращается, либо протекает очень медленно. Кроме того, синаптические изменения становятся ограниченными. Обучение в гиппокампе является уникальным, потому что состоит из изменений сил синапсов, за которыми следует рост новых нейронных соединений, а затем новых нейронов.

Это не означает, что во взрослой нервной системе отсутствуют механизмы адаптации. Глаза адаптируются к тусклому или яркому свету, используя палочки вместо колбочек, а люди привыкают спать в качающихся лодках и шумном окружении. И все еще неясно, насколько основная часть взрослой нервной системы способна меняться с учетом правильного триггера. Она способна на гораздо большее, чем предполагалось ранее.



Глава 20

Десять удивительных фактов о мозге

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Подробности о физиологическом строении мозга

» Распространенные заблуждения о том, как функционирует мозг

» Забавная мозговая эзотерика

Многое о мозге мы еще не знаем, и это совсем не удивительно, так как то, что мы о нем *знаем*, показывает, что мозг является самым сложным устройством на Земле (или где бы то ни было). Мозг не перестает удивлять своим строением (коммутатор, состоящий из миллиардов нейронов) и своими возможностями (память и художественные способности некоторых гениев уникальны). В этой главе я рассмотрю десять характеристик человеческого мозга, которые, когда о них думаешь, кажутся просто потрясающими.

У него 100 миллиардов клеток и квадриллион синапсов

Ваш мозг построен из огромного количества нейронов — порядка ста миллиардов (плюс, возможно, триллион глиальных клеток). Каждый из них делает с другими нейронами около 10 000 соединений, называемых *синапсами*, что дает квадриллионы соединений. На самом деле у вашего мозга достаточно нейронов и нейронных связей, чтобы теоретически сохранить каждое отдельное

переживание вашей жизни, включая все визуальные, слуховые, тактильные и другие ощущения, связанные с этими переживаниями. Число отдельных состояний мозга, выраженных таким образом, намного превысит число атомов в известной нам Вселенной.

Бóльшая часть клеток вашего мозга находится в неокортексе и мозжечке. Мозжечок использует множество клеток, чтобы обеспечить высокую точность координации движений. Неокортекс применяет множество клеток для высокой точности сенсорного различения и планирования сложного поведения.

Некоторые люди сравнивают мозг и то, как он работает и хранит информацию, с микропроцессором. Они говорят, что сто миллиардов нейронов в мозге подобны транзисторам в микропроцессоре. По правде говоря, даже самые современные микропроцессоры, содержащие несколько миллиардов транзисторов, не могут сравниваться по мощности с человеческим мозгом. Почему? Потому что нейроны сложнее, чем транзисторы. Цифровые транзисторы, как правило, бывают "включенными" или "выключенными" и подключены только к некоторым другим транзисторам. Однако каждый нейрон в мозгу подобен отдельному компьютеру, способному почти к бесконечному многообразию различных состояний. Также нейроны обычно связываются выходами с примерно тысячей других нейронов, использующими около 10 000 соединений.

Кроме того, если микропроцессоры в основном работают сериями, выполняя каждую отдельную инструкцию в отдельную единицу времени, нейроны работают параллельно, обрабатывая миллиарды данных одновременно.

Сознание не находится в какой-то специальной области мозга

Многие люди неправильно понимают то, как работает мозг, из-за распространенного, но неверного представления о том, что его конкретные функции расположены отдельно, в определенных местах. Считается, что одна часть вашего мозга вмещает способность различать вкус, другая — видеть, третья — двигать правой рукой и т. д. Учитывая это, легко понять, почему люди склонны думать, что сознание находится в специальной области, и, поскольку считается, что сознание представляет собой высшую функцию мозга, как правило, мы определяем место этого "вместилища сознания" на вершине иерархии мозга. Но, как я объясняю в этой книге, именно так мозг не работает.

В мозге нет нейрона сознания и нет особой области, которая сама по себе служила бы вместилищем сознания. Также сознание не является функцией от размера мозга; иначе слоны были бы сознательными, а люди — нет. Ни одно

место в мозге не получает результаты нейронной обработки из всех остальных мест, поэтому нет "верхушки" нейронной иерархии, и нет в мозге чего-то такого, что "смотрит" на образы, сформированные в других его частях.

Наоборот, для работы сознания необходимы многие области мозга. Те из них, которые явно участвуют в работе и активируются сознанием, включают таламус, префронтальную кору, части теменной и медиальной височных долей. Тем не менее эти области не уникальны для мозга человека, хотя его префронтальный кортекс (в процентном отношении к массе тела) больше, чем у любого другого животного. Кроме того, повреждение ретикулярной формации в мозговом стволе вызывает отключение сознания, хотя эта область мозга существует у немлекопитающих позвоночных, например ящериц и лягушек.

У него нет болевых рецепторов

Несмотря на то что переживание боли зависит от таких областей мозга, как передняя поясная кора, сама по себе ткань мозга фактически не имеет болевых рецепторов. Мозг "переживает" сообщение о боли, передаваемое рецепторами, расположенными во всем теле, в основном на коже.

Поскольку ткань мозга не имеет болевых рецепторов, операции на нем можно проводить, когда пациент находится в полном сознании (хотя обычно используются транквилизаторы и анальгетики, чтобы уменьшить беспокойство, а местные анестетики применяются на ранней стадии операции, когда разрезают скальп, чтобы удалить кусочек черепа).

Поэтому, когда у вас болит голова, обычно это происходит не потому, что что-то болит в вашем мозгу, а потому, что сообщение о боли откуда-то из вашего тела достигает головного мозга. Например, у вас может начаться головная боль, потому что на самом деле есть легкое расстройство желудка, или какая-нибудь другая боль в теле, которую вы прямо не осознаете.

Однако это не означает, что дисфункция мозга не может ощущаться как боль. Мигрень, скорее всего, обусловлена временными сосудистыми проблемами мозга, приводящими к аномально высокой нейронной активности, которая переживается как боль не потому, что активируются болевые рецепторы, а поскольку какая-то неизвестная сеть в мозге интерпретирует эту чрезмерную активность как болезненную. Опухоли и инсульты могут вызывать чрезмерную активность мозга, которую мозг также интерпретирует как болезненную. В некоторых случаях болевые рецепторы активируются, но относятся не к тому месту (например, когда активируются болевые рецепторы тройничного нерва).

Еще одним примером является боль, вызванная прямым взглядом на очень яркий свет. В глазу нет болевых рецепторов для яркого света, но мозг интерпретирует сигнал ганглиозных клеток, идущий от глаза, как индикатор того, что уровень света настолько высок, что может навредить, и это ощущается как боль.

Разрезание крупнейшего волоконного пути в мозге порождает ряд побочных эффектов

Крупнейшим волоконным путем в нервной системе является мозолистое тело, которое соединяет левое и правое полушария мозга. Этот волоконный путь содержит около 200 миллионов аксонов (у женщин несколько больше, чем у мужчин).

Этот путь перерезался хирургическим скальпелем много раз, чтобы остановить распространение эпилептических припадков из одного полушария мозга в другое и прекратить их усиление и превращение всего мозга в *огромную болезненную* судорогу.

Когда эта процедура была протестирована на нескольких пациентах, результаты были отличными. Некоторые из них испытали значительное сокращение судорог, и после операции ни один из пациентов не выявил какого-то явного неврологического недостатка. Позже подробное изучение Роджером Сперри и Майклом Газзанигой пациентов с расщепленным мозгом обнаружило побочные эффекты, например то, что оба полушария мозга действовали независимо друг от друга и имели совершенно разные возможности. Например, язык и способность выражать абстрактные мысли у большинства людей почти полностью локализованы в левом полушарии, тогда как правое полушарие в основном управляет обработкой визуального пространства. Когда таким пациентам показывали стимул в левом визуальном поле, которое обрабатывается правым полушарием, они не могли ничего сказать о том, что им показывали, но *могли* указать левой рукой (также контролируемой правым полушарием) на изображение ранее показанного объекта.

Размер мозга Эйнштейна был меньше среднестатистического

Существует слабое, но статистически значимое соотношение между размером мозга и интеллектом у человека. Говоря в двух словах, есть консенсус касательного того, что такие животные, как обезьяны и дельфины, способные

на проявление интеллектуального поведения, имеют более крупный мозг, чем менее интеллектуальные животные, такие как ящерицы.

Но даже если такое соотношение существует, вариации между людьми огромны. Средний вес человеческого мозга составляет около 1500 г (между прочим, по оценкам, примерно на 10% меньше, чем мозг у неандертальца). Мозг Эйнштейна весил около 1230 г, что примерно на 18% меньше среднестатистического. С другой стороны, у него были немного более развиты теменные доли, что, возможно, внесло свой вклад в его математические способности.

Очевидно, что общий размер мозга — всего лишь одна из характеристик, лежащая в основе интеллекта. Размер мозга может означать потенциальные способности, например преимущественное развитие каких-то интеллектуальных сторон. Американец Крис Ланган, самоучка, обладатель большой головы и рекордных показателей некоторых IQ-тестов, работает вышибалой в баре.

Взрослые теряют по несколько сот тысяч нейронов в день без заметных последствий

Количество нейронов достигает пика у людей при рождении; затем в течение всей жизни около 10% их утрачивается, что в день составляет несколько сот тысяч нейронов или около того. Хотя некоторые утверждают, что поведение мужчин во время кризиса среднего возраста является доказательством негативного влияния потери такого большого количества нейронов в день, факт остается фактом: такая потеря практически не сказывается на когнитивной способности.

Потеря данного количества нейронов, возникающая при нормальном старении, не сопровождающемся явным ухудшением умственных способностей, — одна из причин, по которой большинство нейроученых не считает, что отдельные нейроны хранят отдельные воспоминания. Если бы это было так, смерть отдельных нейронов вела бы к внезапной, безвозвратной потере конкретных воспоминаний, а этого не происходит.

Вместо этого информация распределяется по многим клеткам и синапсам. Когда нейроны в мозге умирают, конечно же, мозг слабеет, но не стирает каждое воспоминание, в хранении которого они участвовали. Другие нейроны в сети, несомненно, компенсируют потерю воспоминаний своим усилением. Но может случиться и старческое слабоумие, когда теряется столько нейронов, что оставшихся из них недостаточно, чтобы компенсировать продолжающуюся гибель нейронов.

Кроме всего прочего, мозг потребляет много энергии

Мозг обладает самой высокой метаболической активностью на единицу массы по сравнению с любой частью тела. Его масса составляет около 5% от массы тела, но потребляет он примерно 20% его энергии. Это также означает, что около 20% общего кровотока в теле проходит через мозг по кровеносным сосудам, длина которых, включая капилляры, составляет сотни миль.

Преимущества высокого потребления энергии мозгом были использованы при визуализации. Методы сканирования мозга, например фМРТ (функциональная магнитно-резонансная томография), на самом деле выявляют либо повышенный кровоток в областях, где наблюдается высокая активность, либо увеличенный уровень оксигенации крови в активных областях.

"БОЛЬШОЙ" ВСЕГДА ОЗНАЧАЕТ "УМНЫЙ"?

Рассматривая соотношение между размером мозга и интеллектом, всегда надо учитывать одно — соотношение между размером мозга и массой тела. У слонов размер мозга больше, чем у людей, но у человека гораздо больше размер рационального мозга по отношению к массе тела. Большим телам иногда нужен большой мозг по причинам, которые не имеют ничего общего с интеллектом: например, нейроны в больших телах нуждаются в длинных аксонах, что требует большего размера тел нервных клеток и поддерживающих их глий. Такой вид увеличения не влечет за собой соответствующего увеличения интеллекта.

Кроме того, некоторые животные с очень маленьким размером мозга демонстрируют удивительно интеллектуальное поведение. Птицы — один из примеров. Возможно, птицы вынуждены иметь небольшой мозг, потому что они летают, а лишний вес — большая проблема для тех, кто в воздухе. В каком-то смысле мозг птиц, возможно, более эффективен, чем мозг млекопитающих. Осьминоги также демонстрируют необычайно сложное поведение, несмотря на очень маленький мозг. Эти беспозвоночные во многих отношениях настолько отличаются от позвоночных, и особенно млекопитающих, что трудно точно понять, как сравнивать их возможности с нашими.

Высокие требования к метаболизму, предъявляемые большим мозгом, служат основанием для утверждения, что животные с большим мозгом, такие как дельфины, должны быть очень умными, даже если их интеллект принципиально отличается от человеческого; в противном случае не было бы смысла в таком большом размере мозга, и силы естественного отбора, скорее всего, предпочли бы мозг поменьше.

Это миф, что мы используем всего 10% нашего мозга

Вы, конечно же, слышали, что люди используют свой мозг лишь на 10%, однако не существует научных подтверждений этому факту.

Происхождение этого мифа неясно. Некоторые исследователи считают эту мысль неверно истолкованным высказыванием Альберта Эйнштейна, Дейла Карнеги или Уильяма Джеймса (гарвардский психолог). Другие используют следующие доказательства для подтверждения этой идеи.

» **Факт, что у некоторых людей после каких-то травм или аномалий развития мозг составил 10% от среднего размера мозга взрослого человека, и все же они были нормальными.** Тот факт, что в ходе развития мозг может скорректировать некоторые из таких травм или аномалий, не означает, что мозг этих людей функционально полностью эквивалентен нетравмированному мозгу. Но также это не означает, что все нейроны в непострадавшем мозге реально не используются.

» **Факт существования гениев, людей с экстраординарными математическими или художественными навыками, способности которых выше средних человеческих**. Идея здесь заключается в том, что гении используют определенный процент мозга для тех навыков, которые остальные из нас не используют. Это может быть и так, но большинство гениев показывают колоссальную неспособность в других областях. Итак, можете ли вы соотнести новую способность запомнить телефонный справочник с неспособностью самому осуществлять многие повседневные функции, например одеваться, и соотносится ли это с идеей, что гении используют более обширную часть своего мозга, чем люди, не обладающие экстраординарными способностями в какой-то конкретной области, но участвующие в полноценной и осмысленной жизни?

Утверждение, что мы используем только 10% нашего мозга, не только неверно, но и бессмысленно. Будь это правдой, мы могли бы удалить 90% головного мозга без заметных последствий. Конечно же, это не так. Все известные случаи такого обширного повреждения головного мозга демонстрируют глубокую неполноценность. Или представьте, что мы могли бы без последствий убить 90% нейронов в мозге, если убили бы только избыточные. Хотя это интересная идея, но в настоящее время ее невозможно проверить технически. Поэтому нельзя настаивать на истинности утверждения без каких-либо доказательств, и невозможно определить, сколько процентов мозга мы действительно используем, — 20, 89% или сколько-нибудь еще.



Нельзя просто путем подсчета нейронов оценить уровень функции. Например, по некоторым оценкам, мозжечок имеет столько же нейронов, сколько и вся остальная нервная система, но, если мозжечок не функционирует, главным последствием для людей становится некоторая неуклюжесть и слегка невнятная речь. Тот факт, что вы можете функционировать без мозжечка, не означает, что вы не "используете" его нейроны, когда он у вас есть.

Повреждения мозга привели к научным открытиям

Гении — это люди, обладающие необыкновенными навыками, как правило, в ограниченных сферах, например в музыке, математике или искусстве. У многих гениев есть черты аутизма. Мозг большинства гениев (в той степени, в какой это видно из его визуализации) является анатомически нормальным, но есть исключения. Мозг Кима Пика, прообраза главного героя фильма "Человек дождя" 1988 года, был глубоко ненормален — кроме прочих отклонений, у него не было мозолистого тела. Однако иногда гениями становятся люди, которые начали жизнь с явно нормальными мозговыми структурами и способностями, но неожиданно после травм стали гениями. Это случаи *приобретенной гениальности*, как два, описанных ниже.

- **Орландо Серрелл** — один из тех, кто приобрел гениальность. Он не обладал особыми навыками до 10 лет, пока не получил удар бейсбольной битой по левой стороне головы. После периодических головных болей в самом начале Орландо неожиданно продемонстрировал способности выполнять сложные календарные вычисления и почти идеальную память о каждом прожитом дне после инцидента.
- **Дерек Амато** приобрел гениальные музыкальные способности после травмы головы, которую он получил, нырнув в мелкий бассейн. Через несколько дней после инцидента Дерек сел за фортепиано друга и неожиданно начал играть и сочинять музыку, несмотря на то, что никогда не играл ранее.

Есть несколько описанных в медицинской литературе случаев, когда в результате повреждения мозга, связанного с левым фронтально-темпоральным слабоумием, люди внезапно становились настоящими художниками. Их художественный талант представлял собой навязчивую способность передавать реалистичные детали, но неспособность к символической или абстрактной живописи. Интересно, что эти пациенты, как правило, имели серьезный дефицит семантических воспоминаний (общих знаний о мире), но относительно

неповрежденные эпизодические воспоминания (воспоминания о конкретных событиях). Это модель, противоположная болезни Альцгеймера.

Хотя и не связанная с приобретенной гениальностью, сверхординарная память, вызванная стимуляцией мозга при нейрохирургии (например, во время операций над эпилептиками, проведенными канадским нейрохирургом Уайлдером Пенфилдом), или гипноз говорят о том, что в каждом из нас может существовать какой-то объем неиспользованной памяти или хранилище способностей, остающиеся скрытыми, пока не будут освобождены после какого-то необычного стимула. Откуда берутся эти скрытые навыки и почему они у нас есть, но мы их никогда не используем, — великая тайна.

Взрослый мозг может порождать новые нейроны

Центральная нервная система младенцев и немлекопитающих позвоночных, таких как рыбы, легко регенерирует поврежденные участки мозга и пути после травмы. Но со взрослыми людьми такого не происходит. В целом мы теряем нейроны по мере старения. Кроме того, после таких травм мозга, как инсульты, даже если наблюдается некоторое восстановление функции, поврежденная область мозга не выздоравливает; она состоит из рубцовой ткани и свободных пространств, заполненных жидкостью.

Однако идея о том, что взрослый мозг не меняется и не способен к нейронной регенерации, претерпевает глубокие изменения. В последней четверти XX века результаты исследований показали, что некоторые области взрослого человеческого мозга иногда выращивают новые нейроны. Особенно удивительным было открытие, что одна из областей, где добавляются новые нейроны, — это гиппокамп, медиальная область височной доли, имеющая решающее значение для формирования долговременной памяти, и что рост новых нейронов в гиппокампе связан с обучением.

Другое место, где растут новые нейроны у взрослых, — обонятельная система, где постоянно заменяются обонятельные рецепторы. Исследователи выдвинули гипотезу, что, обнаруживая запахи, эти рецепторы подвергаются воздействию токсинов, и способ поддержания их функции — регулярная замена.

Настоящей сенсацией стали последние открытия о возможностях стволовых клеток, которые делятся и дифференцируются в разные типы конечных клеток во время развития организма. Совсем недавно были найдены методы преобразования взрослых, дифференцированных клеток в стволовые, что дает возможность фармакологически запустить нейронную регенерацию тогда, когда она может понадобиться.





Глава 21

Десять перспективных направлений терапии будущего

В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

» Терапия с использованием генной инженерии

» Терапия с использованием стимуляции мозга

» Нейронные протезы в борьбе с дисфункциями нервной системы

Ученые стоят на пороге революции в лечении заболеваний головного мозга. С помощью генной инженерии можно будет побороть такие мозговые дисфункции, как инсульт, а также уменьшить или остановить последствия старения и болезнь Альцгеймера. Уже через несколько лет можно будет трансплантировать в мозг стволовые клетки для регенерации пораженных участков и лечения болезней. Методы фармакологии позволят перепрограммировать отдельные клетки в стволовые для коррекции текущих и даже будущих повреждений или заболеваний. Кроме того, можно будет усилить человеческий мозг за счет увеличения его размера и мощности обработки. Возможно, будут изобретены лекарства, позволяющие восстановить способность взрослого мозга к обучению, которой обладают новорожденные.

В этой главе я рассматриваю перспективные направления современной терапии (например, глубокую стимуляцию мозга) и передовые технологии (например, нейропротезы), таящие в себе большой потенциал.

Коррекция нарушений развития с помощью генной терапии

Генные мутации, ошибки копирования, неудачные комбинации генов и экологические токсины могут стать причиной глубоких расстройств, которые серьезно понижают генный потенциал человека еще до рождения. Среди наиболее известных генетических нарушений развития — синдромы Дауна, Ретта и ломкой Х-хромосомы.

Для этих случаев не существует хирургической или фармакологической коррекции. Тем не менее растет понимание того, как функционирует бо́льшая часть человеческого генома, и большой прогресс, сделанный в начале XXI века, позволит на практике убирать одни или добавлять другие гены.

Одним из способов изменения генов, или их экспрессии, является применение ретровирусов. *Ретровирусы* представляют собой РНК-вирусы, которые после их ввода в клетку хозяина продуцируют ДНК. Эта ДНК встраивается в геном хозяина, после чего реплицируется с остальной частью ДНК клетки-хозяина. Сконструированные с помощью генной инженерии ретровирусы могут включать последовательности, которые удаляют гены хозяев или вставляют новые.

Любая генетическая аномалия, обнаруженная на ранней стадии беременности, теоретически может быть устранена специально сконструированным ретровирусом, который функционально заменяет мутированный или дефектный ген "нормальным". Первые клинические испытания уже продемонстрировали успехи генной инженерии в лечении некоторых форм наследственной дегенерации сетчатки у подростков.

Увеличение мозга с помощью генной инженерии

В целом медицинское вмешательство в организм или мозг представляет собой попытки исправить то, что вышло из строя, а не улучшить то, что считается "нормальным". Тем не менее и это меняется. В связи с этим наибольший интерес представляют не те гены, которые участвуют в производстве белков для клеточных структур или метаболизма, а те, которые регулируют другие гены.

Например, небольшое количество генов, похоже, контролирует относительный размер неокортекса. А что если неокортекс стал бы больше? Почти нет

сомнений в том, что к 2020 году ученые будут знать, если еще не знают, как вырастить больший человеческий неокортекс.

Конечно, есть связанная с такого рода увеличением опасность последствий, как в случае с Франкенштейном. Генная модификация, поставившая целью увеличение интеллекта, вероятно, будет объявлена вне закона в большинстве развитых стран. Однако даже в этом случае трудно себе представить, что кто-то не попытается это сделать. И, как только это произойдет, ген будет введен в оплодотворенную яйцеклетку, которая произведет трансгенную модификацию, которая появится в линии зародыша, а значит — и во всех последующих поколениях.

В результате этих и подобных им модификаций возникнет много этических вопросов. Если трансгенное увеличение кортекса делается незаконно, будут ли родившиеся в результате этого дети лишены гражданства и других прав? Будут ли такие люди подвергаться дискриминации неофициально или юридически? Будут ли они подвергать дискриминации нас? Что если они будут аутичными гениями, блистающими в отдельных, специальных областях, но безнадежно отсталыми социально?

Коррекция травм головного мозга стволовыми клетками

Стволовые клетки — это существующие во время развития (а иногда и после) клетки, которые не дифференцированы и сохраняют способность превращаться в специализированные клетки, например нейроны, клетки почек, стенок кровеносных сосудов и т.д. Исследования показали, что инъекции некоторых типов стволовых клеток в такие поврежденные ткани, как мозг или сердце, вызывают в окружающей их среде хозяина дифференциацию в соответствующие ткани этой среды и иногда восстанавливают повреждение.

Одним из основных препятствий на пути использования стволовых клеток в лечении травм или болезней является способ их получения. Они есть у взрослых, но являются редкими и трудно идентифицируемыми. Стволовых клеток много у эмбрионов, но использование эмбрионов для получения стволовых клеток явно столкнется с этическими трудностями. Более того, полученные таким образом стволовые клетки, как и любая инородная ткань трансплантата, могут быть отторгнуты хозяином.

Тем не менее на помощь приходит ряд технологий.

» **Развитие неразрушающих тестов для идентификации стволовых клеток у человека с поврежденными тканями.** После обнаружения эти стволовые клетки трансплантируются обратно человеку без проблем с иммунной реакцией.

» **Фармакологические методы, которые могут изменить дифференцировку любой взрослой клетки, например клетки кожи, и превратить ее в определенный тип стволовой клетки, например нейронную стволовую клетку**. Нейронные стволовые клетки, трансплантированные в область мозга, где умерли собственные клетки пациента, например в черную субстанцию при болезни Паркинсона, могут продуцировать замещающие клетки, поскольку стволовые клетки чувствуют их локальную среду и дифференцируются в необходимые типы нейронов.

Помимо лечения стволовыми клетками упомянутой здесь болезни Паркинсона, ряд лабораторий пытается восстановить зрение, вызванное гибелью фоторецепторов, используя для замены фоторецепторов стволовые клетки; другие лаборатории делают включения в ДНК для спасения фоторецепторов или превращения других клеток в клетки фоторецепторов. Выбор правильных стволовых клеток и манипулирование их состоянием может потребоваться для обеспечения правильной интеграции стволовых клеток в организм хозяина, чтобы они нормально функционировали.

Использование глубокой стимуляции головного мозга для лечения неврологических расстройств

Одним из наиболее впечатляющих последних достижений в лечении ряда неврологических расстройств является использование глубокой стимуляции головного мозга (ГСГМ) для существенного облегчения симптомов расстройств. До недавних пор главной целью ГСГМ при лечении двигательных расстройств был базальный ганглий. При ГСГМ один или несколько электродов на постоянной основе вводятся в целевое ядро базального ганглия, а имплантированное электронное устройство, похожее на кардиостимулятор, пропускает импульсы тока через электрод (электроды), чтобы стимулировать находящиеся там нейроны. На данный момент исследователи не совсем ясно представляют, является ли главным эффектом стимуляции общее возбуждение, общее торможение или полезная умиротворяющая активность, побуждающая многие клетки синхронно посылать сигналы.

Результаты применения ГСГМ у многих пациентов очень впечатляют. Эти электронные устройства могут включаться и выключаться по желанию. Например, у некоторых пациентов с болезнью Паркинсона наблюдается типичная сутулая поза и шаркающая походка, когда устройство выключено, но, как только подается ток, они могут ходить и заниматься спортом, например играть в баскетбол.

Также в США получено одобрение FDA (Управление по контролю за продуктами и медикаментами США) для ГСГМ при лечении боли и большинства депрессий. Некоторые экспериментальные методы лечения с помощью ГСГМ были применены для обсессивно-компульсивного расстройства и синдрома Туретта. Область настолько нова, что долговременные последствия и возможные побочные эффекты в настоящее время еще не ясны, но у многих пациентов наблюдается более заметное облегчение симптомов, чем от лечения любыми лекарствами, со значительно меньшими побочными эффектами.

Внешняя стимуляция мозга с помощью ТМС и ТСПТ

Существует два новейших типа неинвазивной стимуляции мозга: транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС) и транскраниальная стимуляция постоянным током (ТСПТ).

- **ТМС** состоит в создании очень короткого импульса высокочастотного магнитного поля в катушке, находящейся на голове над областью мозга, которую нужно стимулировать. По-видимому, ТСМ создает относительно локальные временные электрические токи, нарушающие нейронную активность. ТСМ имеет некоторое сходство с электросудорожной терапией (ЭСТ), но, если при ЭСТ врачи, как правило, пытаются вызвать судороги, то при ТМС их, как правило, избегают. Хотя ТМС первоначально использовалась в качестве исследовательского инструмента для определения того, какая область мозга участвует в выполнении задачи, путем временного отключения в ней активности, не так давно ее стали использовать для лечения психических расстройств, таких как депрессия, путем повторяющегося стимулирования областей мозга. Как и в случае с ЭСТ, эффект, похоже, длится намного дольше, чем терапия.
- **ТСПТ** — это новейшая технология, которая завоевывает популярность. Она состоит в подаче небольшого постоянного тока между двумя электродами на волосистой части головы. Области мозга вблизи анода обычно оказываются стимулированными, а области

вблизи катода — подавленными. Результаты целого ряда проведенных исследований показали улучшение математических вычислений в стандартных тестах после облегчения симптомов шизофрении. Если данные результаты сохранятся, ТСПТ может стать мощным, и в то же время простым инструментом для минимальной инвазивной модуляции активности мозга. Появилась настоящая "любительская" индустрия самодельных устройств ТСПТ, потому что стимуляторы с током в 2 мА могут быть изготовлены из 9-вольтной батареи и ограничивающего ток резистора в 3,5 кОм.

Использование нейропротезов при сенсорной депривации

Сенсорная депривация, например зрения или слуха, является одним из наиболее парализующих расстройств нервной системы. Чаще всего потеря зрения и слуха происходит из-за повреждения периферических рецепторов или рецепторов органов: глаз (для зрения) и внутреннего уха (для слуха). Многие люди знакомы с использованием механического протезирования при потере конечности, но мало кто знает о *нейропротезах* — протезировании, направленном на устранение расстройств нервной системы.

Одним из наиболее успешных случаев применения нейропротезирования является искусственный кохлеарный стимулятор, используемый для устранения потери слуха. Кохлеарные стимуляторы состоят из микрофона, анализатора частот и передатчика, находящихся снаружи головы, а также приемника и кохлеарного стимулятора внутри. Количество кохлеарных имплантатов во всем мире превысило 200 000 штук. Во многих случаях эти имплантаты позволяют их носителю нормально разговаривать в личном общении или по телефону.

Ситуация с искусственным зрением намного сложнее. Одна из причин этого заключается в том, что зрительная система более сложно устроена, чем слуховая (миллион аксонов ганглиозных клеток против 30 000 слуховых нервных волокон). Еще одной причиной является то, что улитка представляет собой физически уникальное, подходящее связующее звено для относительно простых, 20-электродных устройств в кохлеарном стимуляторе. Визуальная система не имеет аналогичного связующего звена.

Первые устройства искусственного зрения были помещены в сетчатку или зрительную кору.

» **Ретинальные устройства.** Устройства, расположенные в сетчатке, применяются, когда потеря зрения вызвана смертью фоторецептора, но остальная часть сетчатки, включая ее ганглиозные клетки, не

повреждена. Современные устройства позволяют некоторым слепым пациентам видеть несколько светлых пятен, но не делают зрение достаточно острым, чтобы можно было читать.

» **Кортикальные устройства.** Некоторые зрительные протезы имплантируются в кору. Отдельным пациентам с этими устройствами удалось добиться зрения с разрешением в 20 или 30 пикселей, достаточным для того, чтобы обнаруживать, но не идентифицировать сложные объекты.

Борьба с параличами с помощью нейропротезов

Травмы и повреждения спинного мозга стали причиной параличей у миллионов людей по всему миру. Хотя многие исследователи продолжают разбираться, как на уровне нейронов восстановить спинномозговую передачу, до сих пор для большинства жертв травм спинного мозга не найден способ восстановить поврежденные аксоны и необходимые для движения клетки.

Многие нейроученые считают, что возможен электронный обходной путь для травм спинного мозга. Стратегия будет заключаться в записи активности командных нейронов в первичной моторной коре, которые, чтобы двигать мышцами, посылают им сигналы, однако те не доходят из-за травмы. Микроэлектродные устройства будут записывать эти сигналы, электронные сети анализировать и передавать их через место разрыва либо мотонейронам, контролирующим мышцы, либо непосредственно мышцам.

Альтернативная терапия, направленная на восстановление движения в конечностях, заключается в записи и анализе сигналов мозга для управления протезным устройством, например искусственной рукой для перемещения курсора и нажатия кнопки мыши для управления компьютером. Поскольку вскрытие мозга и установка записывающих устройств крайне инвазивны, этот подход широко не применялся. Однако последние оптогенетические методы визуального стимулирования и записи генетически модифицированных нейронов могут сделать такие имплантаты менее инвазивными и более избирательными. Нейронную активность можно считывать оптически и использовать для контроля за протезным устройством.

Улучшение мозга с помощью нейропротезирования

Наряду с устранением дефектов генная модификация способна создавать устройства, превышающие норму в человеческом понимании. То же самое можно сказать и о нейроинженерии, включающей в себя взаимодействие нервной системы с такими электронными устройствами, как компьютеры, и с Интернетом.

Кохлеарные имплантаты для глухих и глубокая стимуляция мозга — это только начало новой технологии, которая напрямую свяжет мозг с компьютерами. Микроэлектродные устройства с сотнями, а вскоре и тысячами электродов смогут как записывать, так и стимулировать сборку нейронов на клеточном уровне.

Эксперименты показали, что люди (и обезьяны) могут использовать электродные устройства, имплантированные в их моторную кору, для перемещения компьютерного курсора и искусственной руки, просто подумав об этом. Представьте, что вы отправляете запросы на информацию в беспроводной Интернет из записывающего устройства в вашем мозгу и получаете обратно беспроводной ответ через стимулирующее устройство. Теоретически вы могли бы общаться с любым человеком на Земле, просто подумав об этом. Вы также могли бы запрашивать информацию и получать результаты в виде любых данных или вычислений.

Учитывая то, что основные принципы стимуляции нервной системы, которые обычно используют в кохлеарных имплантатах и экспериментально — в зрительных протезах, могут доставлять информацию в мозг, совсем не трудно представить, что в ближайшем будущем (в течение десятилетия) эти возможности станут доступны.

И как только мы соединим мозг с электроникой, совсем не трудно представить модификацию мозга, генетически или с помощью стволовых клеток, чтобы облегчить такие связи. Звучит как сюжет научно-фантастического фильма о борьбе генетически модифицированных людей с "настоящими"? Имейте в виду, что, в отличие от большинства научно-фантастических фильмов, основанных на вымыслах, методы взаимодействия мозга с компьютером уже существуют, используются и быстро развиваются.

Контролируемое компьютером обучение

Учиться трудно. Каждый из нас проводил в школе ежедневно по меньшей мере 7 часов в течение 10 или 11 лет, чтобы получить диплом о среднем

образовании. Но если у вас дислексия, аутизм или какое-либо другое расстройство обучения, то получение знаний может стать очень трудным.

Сегодня нейроученые знают гораздо больше, чем десять лет назад, о том, как мозг обучается, и что обучение в одном контексте до какой-то степени намного легче, чем в другом. Компьютеры стали использоваться для встраивания обучения в контексты, помогающие ускорить процесс у детей, людей с расстройствами обучения и у пожилых людей.

Высокопрофессиональные компьютерные наставники превращаются в *аватары* — компьютерные имитации обучающих персонажей, взаимодействующих с учеником. Обучаться у таких аватаров — все равно, что иметь преподавателями Платона, Леонардо да Винчи и Эйнштейна (и это только малая их часть) в лице одного наставника, который еще и обладает исключительными личностными и коммуникативными навыками. Бесконечно терпеливый и компетентный компьютерный наставник установит сложность задач на уровень, оптимальный для нынешних способностей ученика, и эти задачи будут интересными, но не пугающими. Обучение может быть встроено в игры. Математику и биологию будет возможно представить в интуитивной, интерактивной и наглядной манере.

Вероятно, аватары станут полезными спутниками для детей, страдающих деменцией взрослых, и, возможно, даже для людей, страдающих психическими расстройствами, такими как депрессия, шизофрения и аутизм. В ходе исследования система аватаров под названием *FaceSay* (`www.symbionica.com`) продемонстрировала определенный успех в обучении аутичных детей следить за выражениями лиц и, соответственно, лучше взаимодействовать с другими людьми. Созданные нейронаукой аватары также могут функционировать в качестве моделей для некоторых типов психических заболеваний.

Лечение заболеваний с помощью нанороботов

Нанотехнология — это сборка устройств с молекулярными компонентами для получения наноструктур. Современное представление о наноустройствах таково: они должны быть автономными, иметь возможность ощущать, перемещаться, получать или сохранять энергию и выполнять некоторую запрограммированную функцию. Общее название, используемое для этих (в настоящее время концептуальных) устройств, — *нанороботы*.

Было предложено много схем, по которым нанороботы будут вводиться в организм, перемещаться в локации определенных болезней и лечить их.

Лечение может заключаться в выделении лекарств, уничтожении раковых клеток или восстановлении кровеносных сосудов. Все это сейчас очень умозрительно и основывается на существующей возможности создавать такие вещи, как шестерни размером с молекулу и некоторые другие компоненты.

Тем не менее, если нанороботы станут способными к некоторым из упомянутых выше функций, они также окажут серьезное влияние на нейронауку. Например, нанороботы смогут восстанавливать поврежденные аксонные пути и лечить паралич путем некоторой комбинации механического создания путей и прокладки их с помощью клеточной адгезии или молекулярной аффинности. Нанороботы-поглотители, вероятно, смогут удалять нейрофибриллярные клубки и бляшки, связанные с болезнью Альцгеймера. Взаимодействуя напрямую с функционирующими нейронами, они смогут также устанавливать взаимодействие между вставленными обрабатывающими электронными чипами и активностью мозга. Однако эти потенциальные функции нанороботов, безусловно, являются наиболее фантастическими идеями в этой главе и, вероятно, будут оставаться такими еще не одно десятилетие.

Предметный указатель

В

Г

Д





Л

М



Н

О

П

Р

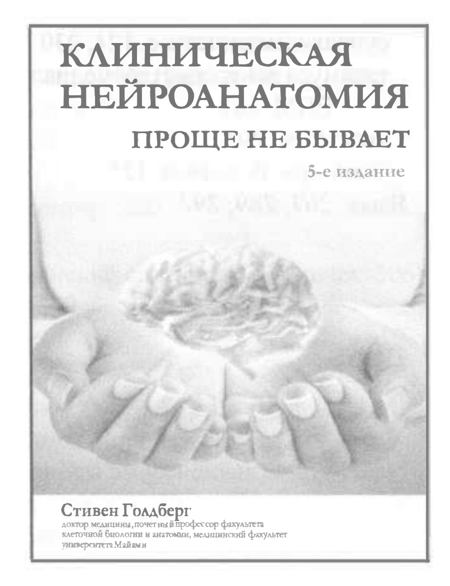


С



КЛИНИЧЕСКАЯ НЕЙРОАНАТОМИЯ
ПРОЩЕ НЕ БЫВАЕТ
5-Е ИЗДАНИЕ

Стивен Голдберг



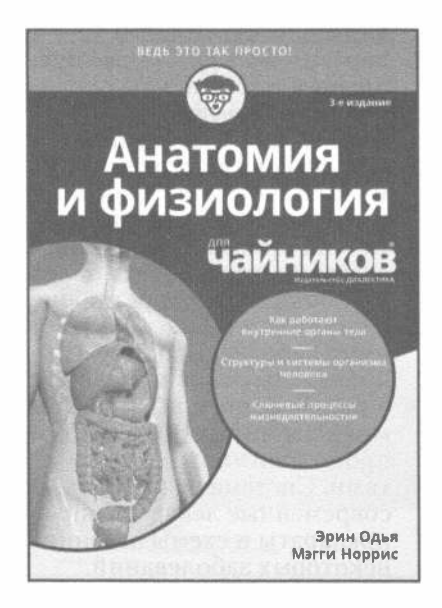
www.dialektika.com

Клиническая нейроанатомия — одновременно справочник и учебное пособие для студентов медицинских колледжей и вузов, практикующих врачей-неврологов, а также для врачей смежных специальностей, интересующихся наукой и устройством самой сложной структуры в человеческом организме — нервной системы. Здесь в лёгкой, доступной, весёлой и увлекательной форме изложены сведения о строении и функциях головного и спинного мозга. В книге представлена информация о клеточной организации нервной системы, анатомическом строении головного и спинного мозга, кровоснабжении структур нервной системы, циркуляции спинномозговой жидкости, устройстве зрительной системы, вегетативной нервной системы, функциях мозжечка, базальных ганглиев, таламуса. Отдельная глава посвящена коре головного мозга, механизмам её функционирования, возможным дисфункциям в случае её повреждения.

ISBN 978-5-907144-86-6 **в продаже**

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ДЛЯ ЧАЙНИКОВ
3-Е ИЗДАНИЕ

Эрин Одья
Мэгги Норрис



www.dialektika.com

В книге *Анатомия и физиология для чайников*, 3-е издание, в популярной форме рассказывается о строении и функционировании человеческого организма. Авторы рассматривают все системы, органы и процессы жизнедеятельности человека. Написанная простым и понятным языком, книга знакомит читателя с основами анатомии и физиологии, помогает разобраться с терминологией и понять механизмы возникновения заболеваний и иммунного ответа. В книге много рисунков, есть цветная вклейка. Издание будет интересно студентам и школьникам, а также спортсменам, тренерам и всем, кому хочется знать, как устроено тело человека.

ISBN 978-5-907144-66-8 **в продаже**



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Почему нейронауки столь важны? Наиболее сложной структурой во Вселенной является полуторакилограммовая масса клеток в вашей голове, называемая мозгом. Мозг состоит из около 100 миллиардов нейронов — количества, равного количеству всех звезд в галактике Млечный Путь и количеству галактик в известной нам Вселенной. Он также содержит около триллиона ганглиозных клеток, участвующих в правильной работе нейронов. Как и любая сложная машина, мозг состоит из многих частей, каждая из которых имеет много составных частей, которые также состоят из частей, и так далее вплоть до “болтов и гаек” — нейронов и глий. В этой шпаргалке вы найдете информацию об основных частях мозга, а также о роли и функциях клеток, составляющих нервную систему.

Типы и функции клеток в центральной нервной системе

Нервная система состоит из центральной нервной системы (головной и спиной мозг), периферической нервной системы (сенсорные нейроны и мотонейроны) и вегетативной нервной системы (регулирующей такие процессы тела, как пищеварение и сердечные ритмы).


СОВЕТ

Все отделы нервной системы основаны на работе нервов — специализированных клеток, обрабатывающих информацию. Нейроны производят нервные импульсы, вызывающие выделение химических веществ в специальных местах (синапсах) которые позволяют разным нейронам общаться друг с другом. Правильная работа нейронов зависит от специальных глиальных клеток. Нервная система всех живых существ содержит семь основных типов функциональных клеток.

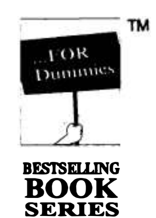
- **Сенсорные нейроны.** Эти нейроны рассказывают остальному мозгу о внешней и внутренней среде.
- **Моторные нейроны (и другие нейроны выхода).** Мотонейроны сокращают мышцы и опосредуют поведение, а другие нейроны выхода стимулируют железы и органы.
- **Интернейроны.** Интернейроны передают сигналы из одной области мозга в другую.
- **Вычислительные нейроны.** Самое большое количество нейронов у позвоночных составляют вычислительные нейроны. Вычислительные нейроны добывают и перерабатывают информацию, поступающую





из органов чувств, сравнивают ее с той, которая хранится в памяти, и используют информацию для планирования и осуществления поведения. Каждая из нескольких сотен областей мозга содержит приблизительно несколько десятков разных типов вычислительных нейронов, которые опосредуют ее работу.

- **Миелин.** Многие аксоны обернуты отростками глиальных клеток, обеспечивающих их дополнительную изоляцию. Эта изоляция состоит из олигодендроцитов, которые входят в состав миелина, осуществляющего миелинизацию аксонов. Разрывы в миелиновой упаковке называются перехватами Ранвье. Это то место, где потенциал действия (электрический нервный импульс) повторяется, позволяя сигналу сохранять свою силу по всей длине аксона. Миелинизированные аксоны имеют скорость проводимости, при которой потенциалы действия проходят несколько сот метров в секунду. Множество более мелких аксонов в нервной системе не миелинизированы и проводят потенциалы действия медленнее.
- **Астроциты.** Астроциты — это звездообразные клетки, обеспечивающие метаболическую поддержку нейронов, а также формирующие гематоэнцефалический барьер. Астроциты вносят значительный вклад в синаптическую функцию, поддерживая нужную концентрацию химических веществ в синапсе, а также, как известно, выделяют глиомедиаторы, которые регулируют синаптическую передачу. Способность астроцитов интегрировать синаптическую активность и их близкое физическое расположение к синапсам породили термин “трехсторонний синапс”. Трехсторонний синапс состоит из трех объектов: нейрональной пресинаптической терминали, нейрональной постсинаптической терминали и находящегося рядом отростка астроцита.
- **Микроглия.** Эти клетки являются единственными постоянными иммунными клетками в мозге. Они действуют как первая линия иммунной защиты мозга. Микроглия — это мусорщик, удаляющий мертвые клетки и инфекционные агенты с помощью процесса, называемого *фагоцитозом*. Хотя микроглия может активироваться при болезненных состояниях и выделять вредные химические вещества, повреждающие нейроны, было доказано, что микроглия обеспечивает трофическую поддержку нейронов. Более поздние исследования показали, что во время развития микроглия обрезает ненужные синапсы, что необходимо для правильного созревания центральной нервной системы.

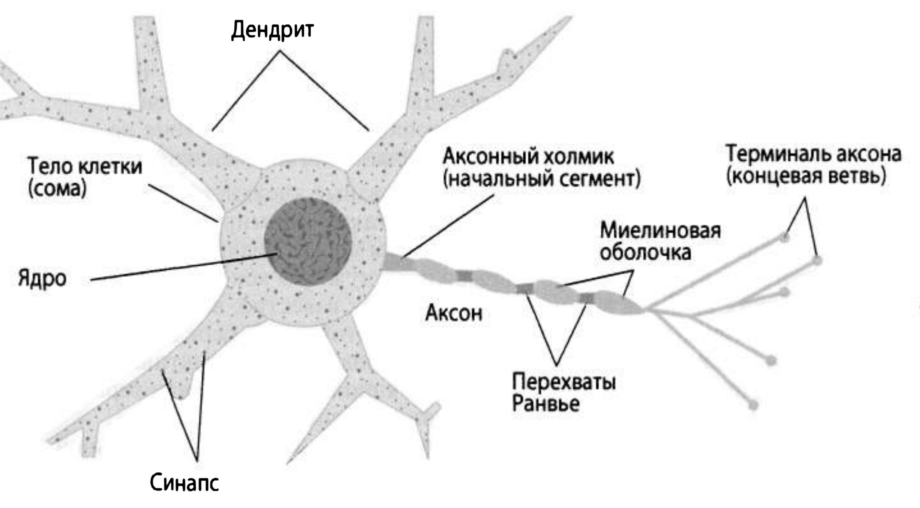


Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Существуют явные структурные различия между нейронами и большинством других клеток. Если большинство ненейрональных клеток напоминают сплющенные сфероиды, то нейроны обычно имеют "дендритное дерево", которое состоит из ветвей (или отростков), произрастающих из тела клетки (или сомы), плюс один отросток, называемый аксоном, который также выходит из тела клетки, но удаляется на большие расстояния (иногда на десятки сантиметров), прежде чем разветвиться. В то время как дендриты получают синаптические входы от других клеток, аксон отправляет выход из клетки к другим клеткам.



Главные составные части нейрона



Что действительно отличает нервную систему от любой другой функционирующей группы клеток, так это сложность нейрональных взаимосвязей, называемых синапсами. Человеческий мозг имеет порядка 100 млрд нейронов, каждый с уникальным набором из 10 000 синаптических входов, что в общей сложности дает около 4 млрд синапсов — число, превышающее национальный долг США в пенни! Количество разных возможных состояний этой системы практически бесконечно



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Роль неокортекса

Неокортекс играет большую роль в нейронауке. Когда вы смотрите на человеческий мозг сверху или сбоку, почти все, что вы видите, является неокортексом. Его называют “нео”, потому что это сравнительно недавнее изобретение млекопитающих. До их появления такие животные, как рептилии и птицы, имели относительно небольшой мозг с очень специализированными областями обработки сенсорной информации и управления поведением.

Неокортекс обеспечивает наиболее сложную умственную активность, которую люди связывают с понятием “быть человеком”. Неокортекс человека настолько велик, что полностью покрывает весь остальной мозг, за исключением небольшой части мозжечка, выступающей сзади.

Центральная борозда

Лобная доля

Теменная доля

Затылочная доля

Височная доля

Мозжечок

Неокортекс



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Неокортекс делится на четыре основные доли: лобную, теменную, височную и затылочную.

- Лобная доля включает весь неокортекс от передней, антериальной, части мозга до крупной борозды, называемой центральной бороздой, которая проходит из стороны в сторону примерно в середине мозга.
- Теменная доля простирается прямо назад от центральной борозды к границе с затылочной долей.
- Затылочная доля является долей в постериальном крае. В большинстве случаев мозг не имеет четкой непрерывной границы между теменной и затылочной долями.
- Височная доля является язычковидным расширением, находящимся на границе между затылочной и теменной долями, в антериальном направлении.


ЗАПОМНИ!

Большой неокортекс отличает млекопитающих от всех других видов животных. Виды, существовавшие до них, могли хорошо передвигаться, ощущать свое окружение и проявлять много сложных форм поведения, подобных тем, которые сейчас наблюдаются у птиц и ящериц. Все эти способности были возможны благодаря структурам мозга которые старше и иерархически ниже неокортекса. То, что позволил неокортекс, было новым уровнем развитого поведения — особенно социального поведения, достигшего кульминации у людей при создании инструментов и в конечном итоге появлении языка и сознания высокого уровня

Левое и правое полушария мозга

Мозг состоит из двух почти зеркальных долей, называемых левым и правым полушариями. Левое полушарие получает большинство входов и контролирует в основном правую сторону тела. У людей это полушарие также специализируется на языке, основанном на правилах мышления и аналитических навыках. Правое полушарие имеет дело с левой стороной тела и лучше себя проявляет при визуальном распознавании паттернов и более целостных видах восприятия.


ЗАПОМНИ!

При решении большинства задач два полушария используют стратегию “разделяй и властвуй”, в которой левое полушарие обрабатывает детали, а правое — общую картину. Оба полушария соединены самым большим волоконным трактом в мозге, мозолистым телом, содержащим 200 млн волокон.



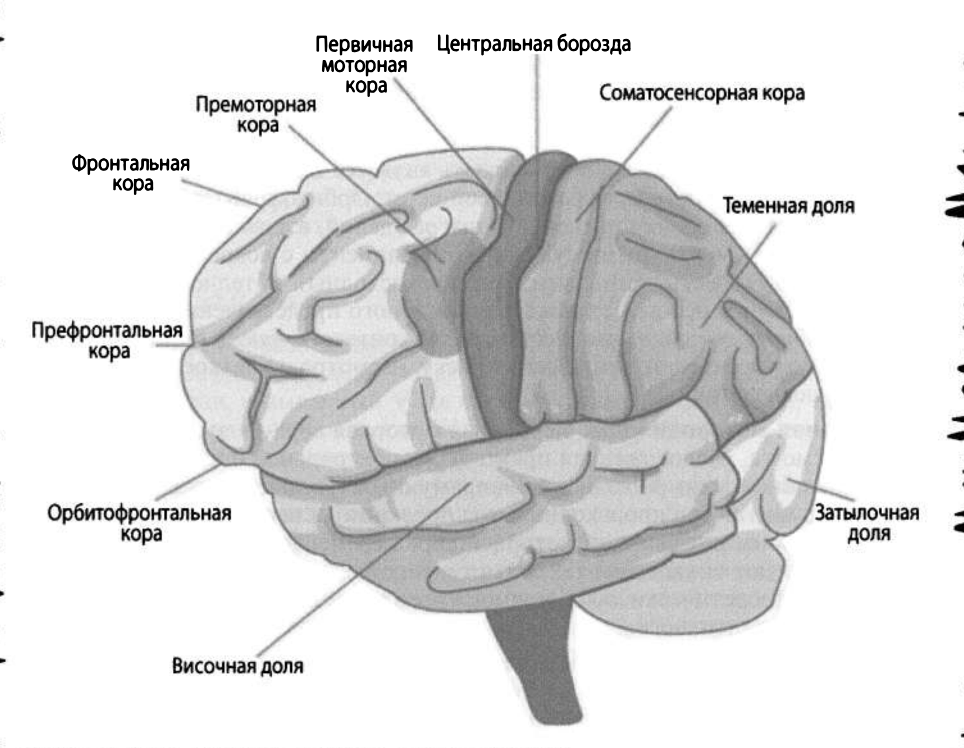
Нейронауки для чайников®



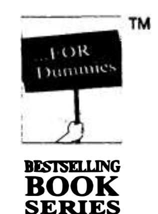
Шпаргалка

Четыре доли мозга: лобная, теменная, затылочная и височная

Изучение четырех долей мозга важно для нейронауки. Неокортекс делится на четыре основные доли: лобную, теменную, височную и затылочную. Эти доли далее делятся на области. Лобные доли связаны с управлением движением — от стимуляции отдельных мышц до абстрактного планирования действий Теменная доля обрабатывает зрительную, слуховую и сенсорную информацию. Височная доля является первичной областью для ранней слуховой обработки и областью визуальной обработки высокого уровня. Она также обрабатывает некоторые аспекты обоняния (запахи). Затылочная доля обрабатывает зрительную информацию и отправляет ее в теменную и височную доли. Вкус и некоторые виды обоняния обрабатываются в постреиальной части лобной доли.



Четыре доли мозга и их внутренние области



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Лобная доля

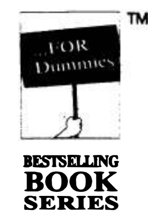
Лобная доля связана с выполнением действий. Они варьируются от контроля за отдельными мышцами первичной моторной корой до высокого уровня абстрактного планирования действий. Лобные доли делятся на разные области.

- **Префронтальная кора.** У людей префронтальная кора занимает бо́льшую часть лобной доли. Префронтальная кора очень важна для осуществления почти всех навыков, требующих интеллекта. У приматов префронтальная кора, как правило, больше, чем у других млекопитающих, а у людей она больше, чем у других приматов. Это связано с объемом высокоуровнего планирования, осуществляемого представителями разных видов.



Большинство млекопитающих действуют, в основном полагаясь на инстинкты, и не живут в сложно дифференцированных социальных группах. В отличие от них, приматы имеют сложную мужскую и женскую иерархии и могут вынашивать друг против друга заговоры, которые занимают годы планирования. Люди создают инструменты, модифицируют окружающую среду для своих собственных целей и имеют конкретные отношения с сотнями других людей (и это еще до изобретения Facebook).

- **Орбитофронтальная кора.** Эта область является антериальной и медиальной частями префронтальной коры. Орбитофронтальная кора очень важна для оценки рисков и вознаграждений, а также для того, что можно назвать моральными суждениями. Пациенты с повреждением этой области могут иметь нормальный или превосходный интеллект по оценке IQ-тестов, но им не хватает даже элементарного представления о манерах или подобающем поведении в социальном контексте; также они почти полностью утрачивают неприязнь к риску, несмотря на четкое знание плохих последствий.
- **Первичная моторная кора.** Первичная моторная кора — это полоска области мозга, расположенная прямо перед центральной бороздой, задней частью лобной доли. Мозг может напрямую контролировать мышцы спинного мозга. Это происходит через проекции из первичной моторной коры. Нейроны в первичной моторной коре перемещаются по спинному мозгу и делают синапсы на тех же мотонейронах, которые опосредуют рефлексы. Теоретически такое прямое управление обеспечивает большую гибкость и адаптивность.
- **Премоторная кора.** Работа премоторной коры заключается в том, чтобы сознательно контролировать последовательность движений, используя обратную сенсорную связь. После выбора цели базальными ганглиями



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

и префронтальной корой премоторная кора координирует шаги для достижения этой цели.

Активность премоторной коры помогает вам понять, на что обращать внимание, когда вы выполняете сложную последовательность движений, и что делать, когда вы застряли в какой-то конкретной точке.


ЗАПОМНИ!

Представьте себе лобную кору как “полярность” двух точек — антериальной (передней) и постериальной (задней). Задняя часть, у центральной борозды, — нейронные отростки, идущие почти прямо к мышцам. Перед ней находятся области, которые организуют и упорядочивают движения. Перед ними располагаются абстрактные уровни планирования. На этих абстрактных уровнях, например, вы выбираете одну из множества разнообразных стратегий, которые могут включать в себя движение разных мышц, последовательности мышц или вообще неподвижность.

Теменная доля

Теменная доля содержит нейроны, которые получают сенсорную информацию из кожи и языка, и обрабатывает сенсорную информацию от ушей и глаз, полученную в других долях. Основные сенсорные сигналы от кожи (рецепторы прикосновения, температуры и боли) передаются через таламус в теменную долю.

Затылочная доля

Затылочная доля обрабатывает визуальный вход, который отправляется в мозг из сетчатки. Сетчатка проецируются через таламус на постериальный полюс затылочной доли, называемый V1 (в первую визуальную область), так что активность в различных областях V1 связана с изображениями, находящимися в вашем поле зрения в данный момент.

Другие, входящие в нее области, кроме V1, специализируются на визуальных задачах, например определении цвета, восприятии глубины и обнаружении движения. Далее чувство зрения обрабатывается проекциями из этих высших областей затылочной доли в других областях теменной и височной долей, но их обработка зависит от первичной обработки затылочной доли (исследователи знают это, потому что повреждение V1 вызывает слепоту в той части визуального поля, которая проецирует туда).

Тот факт, что зрительная система имеет целую долю мозга для обработки, подчеркивает важность высокой остроты зрения и его обработки по сравнению с другими нашими органами чувств.



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Височная доля

Височная доля мозга объединяет слуховую и визуальную информацию. Супериальная (верхняя) и медиальная (центральная) части височной доли получают слуховой вход из части таламуса, которая передает информацию от ушей. Инфериальная (нижняя) часть височной доли выполняет визуальную обработку для распознавания объектов и паттернов. Медиальная и антериальная части височной доли участвуют в визуальном распознавании очень высокого порядка (например, в распознавании лиц), а также в распознавании, связанном с памятью.

Использование нейронаук для исследования таламуса и лимбической системы

Нейронауки утверждают, что неокортекс взаимодействует с остальной частью мозга главным образом через структуру, которая называется таламус. Таламус, который находится под неокортексом (и иерархически ниже него), функционирует как центр управления, контролирующий, какой информацией обмениваются разные части неокортекса и остальной мозг.

Если неокортекс может выполнять филигранный анализ паттернов, на которые вы смотрите, таламус управляет тем, куда вы смотрите. Если ваш неокортекс поврежден, вы теряете определенные навыки. Если ваш таламус значительно поврежден, вы теряете сознание.



Гипоталамус контролирует такие гомеостатические функции организма, как температура и циркадные ритмы.



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

Сингулярная извилина
Передняя поясная кора
Мозолистое тело
Перегородка
Таламус
Гипоталамус
Миндалина
Гиппокамп
Свод
Мамиллярное тело

Таламус и лимбическая система

Представьте таламус как ворота в кору. Практически все сигналы из органов чувств передаются через таламус, как и сигналы из других подкорковых областей. Многие области неокортекса также связываются друг с другом через таламус.

Ниже неокортекса и таламуса находится несколько важных подкорковых областей мозга. Одной из наиболее важных является сеть отдельных, филогенетически старых ядер, называемых лимбической системой (говоря о том, что ядра лимбической системы являются филогенетически старыми, мы имеем в виду, что они есть у видов, существовавших намного ранее млекопитающих, например у ящериц, птиц и, возможно, динозавров). Ряд важных структур расположены в лимбической системе:



Нейронауки для чайников®



Шпаргалка

- **Гиппокамп.** Гиппокамп выполняет важнейшую функцию в формировании памяти. Он получает входы практически из всего неокортекса. Посредством специально регулируемых синаптических рецепторов, называемых NMDA-рецепторами, он может связывать воедино практически любое сочетание характеристик, определяющих объект и его контекст.
- **Миндалина.** В первую очередь, миндалина связана с эмоциональной обработкой и памятью. Миндалина взаимодействует с префронтальной корой, чтобы генерировать и обрабатывать основные эмоции гнева, счастья, отвращения, удивления, грусти и особенно страха. Люди, получившие повреждение миндалины, страдают пониженными реакциями и меньше избегают ситуаций, вызывающих страх.
- **Орбитофронтальная кора.** Орбитофронтальная кора — это та область, где миндалина и другие структуры лимбической системы взаимодействуют с частью префронтальной коры. Предположим, что в какой-то вечер пятницы, когда вы ехали в автомобиле домой, на каком-то перекрестке в вас чуть не врезалась другая машина. Очень вероятно, что еще долгое время после инцидента, приближаясь к этому перекрестку, особенно по пятницам, вы будете чувствовать небольшой приступ страха или беспокойства. Ваша орбитофронтальная кора сохранила обстоятельства, а миндалина сохранила страх.
- **Передняя поясная кора.** Передняя поясная кора, похоже, отслеживает прогресс в достижении любой цели, к которой вы стремитесь, и генерирует сигнал “ахи-охи”, когда что-то идет не так, чтобы изменить стратегию на более удачную.
- **Базальные ганглии.** Базальные ганглии состоят из пяти основных ядер: хвостатого яда, скорлупы, голубого пятна, черной субстанции и субталамического ядра. Эти ядра составляют взаимосвязанную систему, которая взаимодействует с таламусом и неокортексом для контроля за поведением.

Узнайте, как работает ваш мозг!

Какова биологическая основа сознания? Где хранится наша память? Как используются нейроны при принятии решений? Если вы изучаете человеческий мозг, поведение и когнитивные функции — или хотя бы интересуетесь данными темами — эта книга для вас. Вы узнаете удивительные факты о структуре и функционировании мозга, результаты новейших исследований в этой области и многое другое!



В книге...

- Почему вы ощущаете то, что ощущаете
- Роль генетики
- Как научиться учиться
- Из чего состоит интеллект
- Роль нейронов
- Как рождаются и как развиваются мысли
- Психологические проблемы и мозг

Фрэнк Амтор — профессор психологии в Университете Алабамы (Бирмингем); он также занимает научные должности на факультете нейробиологии в Медицинской школе, на факультете биомедицинской инженерии и в Школе оптометрии. Амтор занимается исследованиями сетчатки, центральной визуальной обработки и нейронных протезов. Фрэнк Амтор — автор более чем сотни статей в журналах и соавтор ряда книг.

Изображение на обложке:
®Depositphotos.com/114290020
Автор: injenerker

Диалектика
www.dialektika.com

Нейронауки

ISBN 978-5-907144-87-3



